

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

BAND 41

MIT 99 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 39 TAFELN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 23. Januar 1919.)

	Seite
DOFLEIN, F., Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. X. Mit Tafel 1—9 und 32 Abbildungen im Text	1

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 2. Juni 1919.)

WERNICKE, WALTER, Über die Eibildung der Ascidien. Mit Tafel 10—12	113
KREMER, Die Flügeldecken der Coleopteren. Mit Tafel 13—19 und 1 Abbildung im Text	175

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 22. Dezember 1919.)

EGGERS, FRIEDRICH, Das thoracale bitympanale Organ einer Gruppe der Lepidoptera Heterocera. Mit Tafel 20—24 und 6 Ab- bildungen im Text	273
BECK, H., Die Entwicklung des Flügelgeäders bei Phyllodromia (Blatta) germanica L. Mit Tafel 25 und 25 Abbildungen im Text	377
AST, FRIEDRICH, Über den feineren Bau der Facettenaugen bei Neuropteren. Mit Tafel 26—33	411

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 15. Juli 1920.)

RUUD, GUDRUN, Über Hautsinnesorgane bei Spinax niger BON. Mit Tafel 34—37 und 20 Abbildungen im Text	459
ANTONY, MATHILDE, Über die Speicheldrüsen der Vögel. Mit Tafel 38—39 und 15 Abbildungen im Text	547

23979



Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Studien zur Naturgeschichte der Protozoen.

X. Über *Polytomella agilis* ARAGAO,

nebst Bemerkungen über die Kernteilung bei den
Protozoen und den Stoffwechsel der Zucker-
flagellaten.

Von

Dr. F. Doflein (Freiburg i. Br.).

Mit Tafel 1—9 und 32 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Die Gattung <i>Polytomella</i>	1
2. Der Teilungsvorgang	9
3. Systematische Stellung und Verwandtschaftsverhältnisse	13
4. Notizen zur Biologie von <i>Polytomella</i>	15
5. Bau und Teilung des Kerns	18
6. Beobachtungen über die Teilung des Geißelapparats	42
7. Vergleichende Betrachtungen über die Kernteilungen	43
8. Bildung und Bau der Cysten	54
9. Lebenserscheinungen innerhalb der Cyste. Ausschlüpfen der Polytomellen.	62
10. Versuche über den Stoffwechsel von <i>Polytomella</i>	77
11. Die Zuckerflagellaten und ihr Stoffwechsel	85
12. Hauptergebnisse der Arbeit	100
13. Literaturverzeichnis	104

1. Die Gattung *Polytomella*.

Im Jahre 1910 beschrieb ARAGAO ein neues viergeißliges Mastigophor aus Maguinhos bei Rio de Janeiro in Brasilien unter dem Namen *Polytomella agilis* AR. Obwohl er bei der Namengebung eine gewisse Ähnlichkeit der Gattung mit der Chlamydomonadine *Polytoma* andeutete, hielt er die Form für eine Amphimonadine.

Im Oktober 1915 trat dieselbe Form in Infusionen im Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br. in größeren Mengen auf und ließ sich einige Wochen lang züchten. Nach der Beschreibung von ARAGAO hatte ich vermutet, es könne sich um eine zweigeißelige Form handeln, deren meiste Individuen durch verfrühte Geißelteilung viergeißelig wären. Eine kurze Prüfung zeigte mir jedoch, daß es sich durchaus nicht um eine Art aus der Verwandtschaft der Amphimonadinen, also um eine Protomonadine, handele, sondern um eine Phytomonadine; ARAGAO hatte bei der Untersuchung, welche er unter der Leitung von PROWAZEK ausführte, einige der auffälligsten Eigenschaften des bemerkenswerten Organismus übersehen.

Da nach der Angabe von ARAGAO Art und Gattung neu sein sollten und die Form bisher nur einmal in Brasilien beobachtet wurde, so schien es mir von Bedeutung, die Herkunft der Kultur genau zu verfolgen. Die Art trat in Freiburg zweimal in Infusionen auf, welche aus Strohvorräten des Zoologischen Instituts angelegt waren. Das Stroh rührte teils aus dem Tierstall des Instituts, teils von einer Gläsersendung, bei der es als Verpackung gedient hatte, her. Eine exotische Herkunft des Strohs ließ sich nicht nachweisen. Spätere Versuche, neue Kulturen anzulegen, führten nur einmal zu positivem Ergebnis. Es handelte sich dabei um Stroh aus dem Tierstall. Somit ließ sich zunächst nichts über die Herkunft der Cysten, aus denen die Kulturen entstanden waren, aussagen.

Doch durfte ich die Vermutung äußern, daß es sich in meinem Fall nicht um ein eingeschlepptes, ausländisches Infusions-Mastigophor handelte, sondern um eine kosmopolitische Art, welche wie wohl alle in Infusionen vorkommenden Organismen weltweite Verbreitung hat.

Zusatz bei der Korrektur. Die Art scheint nach einer persönlichen Mitteilung Herrn Prof. BUDER's von ihm und anderen Beobachtern in Deutschland schon gesehen worden zu sein, wurde aber nie genauer untersucht.

Diese Vermutung hat sich vollkommen bestätigt, denn es gelang mir später, die gleiche Art in Strohinfusionen zu züchten, welche mit Stroh angesetzt waren, welches nachweislich aus einem Freiburger Vorort stammte und dort angebaut worden war. Das nur gelegentliche Vorkommen unseres Mastigophors erklärt sich aus den Ergebnissen eines späteren Kapitel 5 (Kap. 11).

Das Mastigophor ist stets in erwachsenem Zustand viergeißelig; die Geißeln sitzen am vorderen Pol des ovoiden oder birnförmigen Körpers, der breit abgestumpft ist. Die Gestalt der Individuen variiert ziemlich beträchtlich; bald ist das Vorderende, bald das Hinterende breiter. Das hängt zum Teil mit den Stoffwechselzuständen, zum Teil mit Fortpflanzungsvorbereitungen zusammen. Der Körper ist bei sehr mit Stoffwechselprodukten erfüllten Individuen im Querschnitt drehrund. Meist ist er aber abgeflacht. Das Flagellat schwimmt unter Drehungen mit dem geißeltragenden Ende voran. Man kann daher auch bei den etwas abgeflachten Individuen nicht mit Sicherheit Vorder- und Rückenseite unterscheiden. Wohl ist aber eine Seite des Körpers durch die Lage des Stigmas gekennzeichnet und spielt auch im Leben des Organismus eine besondere Rolle.

Das Protoplasma des lebenden Organismus ist weißlich, durchscheinend. Trotzdem wirkt das Tier als ganzes nicht weiß oder bläulich, sondern man hat den Eindruck eines blaßgelblichen Flagellaten. Das Plasma ist nämlich mit ovalen Scheibchen einer organischen Substanz erfüllt, welche blaßgelb gefärbt und meist in so großer Menge vorhanden sind, daß ihre Farbe diejenige des Gesamtorganismus beeinflußt (Fig. 1—4).

Diese Inhaltskörper befinden sich meist im Wandplasma des Leibes; denn ein solches hüllt bei den meisten Tieren eine große zentrale Vacuole ein, welche mit klarer Flüssigkeit erfüllt ist. Diese Vacuole kann sich je nach den Ernährungsverhältnissen verschieden weit durch den Körper erstrecken. Ihre Größe scheint nach meinen Beobachtungen in einem umgekehrten Verhältnis zur Menge der ovalen Scheibchen bzw. der von diesen repräsentierten Substanz zu stehen. Sind viele der Scheibchen vorhanden, so kann die Vacuole sehr klein sein, ja bei den ganz mit Scheibchen angefüllten abgekugelten Individuen, welche sich zur Dauercystenbildung anschicken (Fig. 4), kann sie vollkommen verschwinden. Ich bin daher geneigt, in der Flüssigkeit der Vacuole die Mutterlauge der ovoiden Scheib-

chen zu erblicken. Denn gerade ehe solche Scheibchen gebildet werden, pflegt die Vacuole groß und prall gefüllt zu sein.

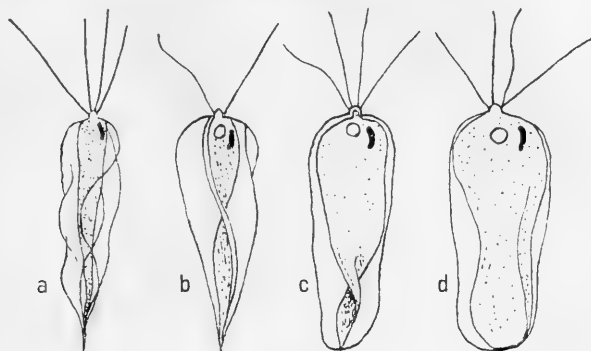
Je nach der Ausdehnung der Vacuole kann der Körper des Mastigophors mehr oder weniger durchsichtig sein. Sie liegt bald hinten im Körper, bald weiter vorn, so daß eine dichtere Plasmazone dann den vorderen oder hinteren Teil des Tierkörpers bildet. Unter Umständen kann die Vacuole sich fast durch die ganze Länge des Körpers erstrecken; dann bleibt ringsum nur eine dünne Wand-schicht von Protoplasma übrig (Fig. 2, 3, 12).

In dieser ist das Plasma stets in feinen Strängen angeordnet. Nur bei ganz gut ernährten Individuen sieht man den ganzen Körper, soweit ihn nicht die ovalen Scheiben durchsetzen, von geschlossenen Massen relativ dichten Plasmas erfüllt. Bei wachsenden Tieren erkennt man Plasmastränge deutlich, welche meist in Streifen parallel der Längsachse verlaufen und so dem Organismus ein längsgestreiftes Aussehen verleihen. Sie können aber auch verzweigt sein und eine netzförmige Oberflächenfigur erzeugen. Sie erinnern oft sehr an die Plasmastränge in Pflanzenzellen (Fig. 3, 12).

Diese Anordnung des Plasmas wäre nicht denkbar, wenn nicht eine äußere Umhüllung des Leibes vorhanden wäre, an die sich die Plasmastränge anlegen könnten. ARAGAO bestreitet bei der von ihm beobachteten Form das Vorkommen einer Membran. Er gibt an, daß der Körper außen nur von einem Saum verdichteten Protoplasmas von fibrillärer Struktur begrenzt sei. Letztere wurde ihm wohl durch die Plasmastränge vorgetäuscht. Daß aber eine Membran vorhanden ist, kann man leicht durch Vornahme der zu diesem Zweck notwendigen Experimente nachweisen. Setzt man zur Kulturflüssigkeit einige Tropfen einer Kochsalzlösung (z. B. physiologische K.), so hebt sich sofort das Protoplasma des Körpers des Flagellaten von der dünnen, zarten, durchsichtigen Membran los, welche vorher unter dem Einfluß der Salzlösung sehr deutlich hervortrat. Trotz ihrer Zartheit hat sie eine gewisse Starrheit, welche ihr ermöglicht, auch nach dem Zurückweichen des Protoplasmas die Körperformen im allgemeinen beizubehalten. Innerhalb der Membran bildet das Protoplasma entsprechend der Form der Zelle zuerst eine dünne von der Membran an den Seiten sich lösende Lamelle, dann einen schmalen Strang, welcher oft, vor allem am unteren Ende, sich spiralgig einrollt (Textfig. A a—d). Durch Plasmolyse läßt sich eine Membran also deutlich nachweisen.

Bei dem Habitus der Art lag es nahe, die Membran auf ihren

Gehalt an Cellulose zu prüfen. Die Versuche ergaben sämtlich ein negatives Resultat. Einwirkung von Chlorzinkiod ließ zwar bei durchfallendem Licht im mikroskopischen Bild die Membran als scharfe dunkle Umrißlinie hervortreten; auch bei Behandlung mit Iod und Schwefelsäure war die Wirkung ähnlich. Aber eine typische Cellulosereaktion war nicht zu erzielen.



Textfig. A.

Durch Salzlösung plasmolysierte Individuen von *Polytomella*. Von rechts nach links fortschreitende Schrumpfung des Plasmaleibes und der Membran.

Dem entspricht auch das Verhalten der Membran bei der Teilung. Letztere erfolgt nicht innerhalb der Membran, wie bei den Chlamydomonadinen, sondern die Membran wird — wie das ARAGAO schon geschildert hat — mit dem Körper geteilt. Wie das im einzelnen vor sich geht, werden wir weiter unten bei Beschreibung der allgemeinen Teilungsvorgänge erörtern. (Vgl. Textfig. E, S. 11.)

In dem Vorhandensein einer deutlichen Hüllschicht, welche bei der Teilung trotz ihrer relativen Festigkeit mitgeteilt wird, schließt sich unsere Form also gewissen echten Flagellaten an, welche gerade wegen des Mangels einer bei der Teilung zurückbleibenden Membran vielfach von den höheren Phytomonadinen sehr scharf abgetrennt werden. Das war wohl auch für ARAGAO die hauptsächlichste Veranlassung, seine Form als Protomonadine und zwar ihres symmetrischen Baues und der Geißelinsertion wegen als Amphimonadine aufzufassen.

Das verführte ihn, alle die Merkmale zu übersehen, welche unsere Form weit von den Protomonadinen entfernt und demnach als Angehörige der Phytomonadinen zu erkennen erlaubt.

So gelingt es leicht, die ovalen Scheibchen als echte Stärke nachzuweisen. Schon die gewöhnliche Iodreaktion ist sehr klar. Wendet man Iodiodkalilösung nach STRASSBURGER's Angaben an, so färben sich alle jene Körper sehr schnell schön blauviolett. Das ist der Fall bei allen großen ovalen Scheibchen, also besonders auffällig in den großen vollgepfropften Individuen. Ebenso verhalten sich die mittelgroßen Individuen, bei denen sich zuerst eine zart blauviolette Färbung der Körner erkennen läßt, die allmählich, wie bei der gewöhnlichen Iodfärbung, dunkelschwarzblau wird. Zwischen den Scheibchen finden sich besonders bei den kleinen Individuen kleinere Körnchen, welche sich bei den Iodbehandlungen gelbbraun färben. Wie ARAGAO zur Auffassung gelangen konnte, daß die Scheibchen aus Paraglykogen bestehen, ist mir unverständlich; die Reaktionen können nicht mit Sorgfalt ausgeführt worden sein.

Echte Stärke findet sich unter den Mastigophoren außer bei Cryptomonadinen nur bei den Phytomonadinen.

Ein weiteres Merkmal unserer Art, welches auf Zugehörigkeit zu Phytomonadinen hinweist, ist der Besitz eines Stigmas. Dieses ist länglich gestreckt und liegt ganz an der Oberfläche des Plasmas; es ragt nicht selten über den Umriss des Körpers hinaus (Fig. 7 u. 9 Taf. 1). Seine Gestalt ist schalenförmig, wenn sich das auch nicht deutlich bei allen Individuen erkennen läßt. Betrachtet man es von der Fläche, so erscheint es meist oval im Umriss. Von einer Seite gesehen, erscheint es ungefähr wurstförmig gekrümmt. Wahrscheinlich hat es die Form eines Napfes. Oft erkennt man dessen Wand als doppelt konturiert. Dann ist das Pigment in dieser Wand angehäuft (Fig. 18, Taf. 1, vor allem Fig. 12 u. 13).

Das Stigma hat eine kräftige ziegelrote Farbe. Meist ist es in der Einzahl vorhanden. Es ist bei den horizontal schwimmenden Individuen meist nach oben gekehrt und liegt dann in der Mitte der einen Flachseite. Doch ebenso oft sieht man es an der Seite liegen. Daß trotz des im allgemeinen radiären Baues des Körpers eine Ober- und Unterseite möglicherweise unterscheidbar sind, darauf weisen die Teilungsstadien hin. Bei solchen liegt stets das noch ungeteilte Stigma auf der Oberseite, d. h. auf der vom Einfall des Mikroskopierlichtes abgewandten Seite. Das ist, wie wir unten sehen werden, durch eine phototaktische Reaktion bedingt.

Nicht selten sind mehrere Stigmen vorhanden. Meist sind es dann ihrer drei, eines an der normalen Stelle, zwei seitlich davon, je um ein Viertel des Umfanges des Flagellats von ersterem ge-

trennt (Fig. 3 u. 12). Manchmal ist das Stigma scheinbar in mehrere Stücke zerfallen, die an verschiedenen Stellen des Körpers liegen können (Fig. 5, 7 u. 14). Besonders häufig fand ich es bei hungernden Exemplaren in mehrere Stücke verteilt.

Die Vermehrung des Stigmas konnte ich nicht im Leben in allen Einzelheiten verfolgen. Am konservierten Präparat ist es nicht zu erkennen. Eine sichere Deutung der Beobachtungen ist auch durch den oben erwähnten häufigen Zerfall des Stigmas bei nicht in Teilung begriffenen Individuen erschwert. Fälle, bei denen man über die Herkunft des neuen Stigmas im Zweifel sein könnte, sind in Fig. 14 u. 15 abgebildet. Da könnte man an Teilung des Stigmas denken. Dagegen sprechen aber Bilder wie Fig. 8, 10 u. 11, welche nicht recht zu denen von Fig. 14 u. 15 passen.

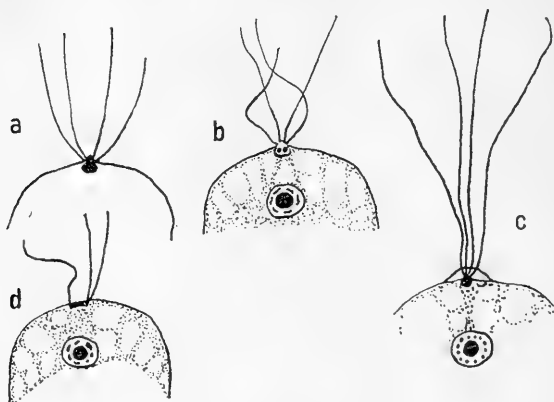
Neben den Stärkekörnern finden sich im Protoplasma zahlreiche Granula und Tröpfchen. Ein Teil von ihnen färbt sich bei Vitalbehandlung mit Neutralrot sehr stark. Wahrscheinlich sind dies die Volutinkörner. Einige der Tropfen bestehen aus einer Fettsubstanz; sie werden durch Osmiumsäure geschwärzt und durch Sudan III orangegelb gefärbt (Fig. 133). Ihr Vorkommen ist von Bedeutung für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse der Art. Über das Vorkommen von solchen Substanzen in den aus den Cysten ausgekrochenen Individuen finden sich Angaben unten im Abschnitt 9 S. 62. Ferner findet sich Volutin, über welches in einem späteren Kapitel (Kap. 11, S. 85) nähere Angaben gebracht werden.

Im Vorderende ist am lebenden Tier der kuglige Kern als helles Bläschen deutlich zu erkennen. Ebenfalls im Leben erkennbar ist das in seinem Zentrum liegende, stark lichtbrechende Caryosom. Auch eine Kernmembran glaubt man fast stets im Leben wahrzunehmen.

Vom Kern sieht man im lebenden Tier eine Zone dichteren Plasmas zur Ursprungsstelle der Geißeln ziehen. Fibrillen konnte ich in dieser Region mit keiner Methode nachweisen. Immerhin ist die strangförmige Anordnung des dichten Plasmas bemerkenswert. Die Stränge gehen von einer ebenfalls auffallend dichten Zone aus, welche den Kern rings umschließt. Die Stränge konvergieren gegen die Ursprungsstelle der Geißeln. Dadurch entsteht ein Dreieck aus dichtem Plasma, welches den Kern umschließt und oft sehr auffallend hervortritt (Fig. 156, Taf. 6).

Eigenartig ist die Anheftungsweise der Geißeln. An der Stelle, wo sie entspringen, glaubt man bei Ansicht des Flagellaten

von der Seite ein über die Membran vorragendes Gebilde zu erkennen. ARAGAO hat es als ein „Rostellum“ beschrieben. Er bezeichnet es als einen membranösen Kugelabschnitt, gibt an, daß seine Form beträchtlich wechselt, indem es sich bald vorspringend, bald abgeflacht darstellt. Diese wechselnde Erscheinungsform erklärt sich aus der kreuzförmigen Gestalt dieses Gebildes, welche nur beim Anblick von oben erkennbar ist. Es besteht aus zwei halbkreisförmigen Lamellen, welche auf dem vorderen Pol des

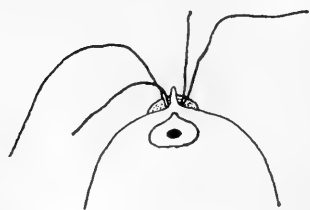


Textfig. B.

Rostellum und Geißelursprung.

a—c Geißelursprung. d Bildungsweise neuer Geißeln.

Polytomella-Körpers senkrecht aufsitzen (Textfig. C). Sie kreuzen sich im rechten Winkel. Bekommt man sie im konservierten Präparat direkt von oben zu sehen, so bieten sie ein sehr deutliches eigenartiges Bild dar (Taf. 4 Fig. 85). Selten kann man die Anordnung der sehr durchsichtigen Lamellen so deutlich am lebenden Organismus erkennen, wie es in Fig. 17 der Taf. 1 dargestellt ist.



Textfig. C.

Geißelansatz und Rostellum.

Ich betrachte das Rostellum als eine plasmatische Bildung, welche aus einem Porus der Membran herausragt. Zwischen den vier Armen des Kreuzes entspringen die vier kräftigen Geißeln (Fig. 85). An deren innerstem Ende, im Plasma des Körpers, erkennt man manchmal eine basalkornähnliche Verdickung. Meist ist aber in den Eisenpräparaten die Basalpartie sämtlicher vier

Geißeln zu einem massigen Gebilde verschmolzen (Textfig. B a. u. c). In anderen Fällen konnte man zwei basale Körner wahrnehmen (Textfig. B b).

Die vier Geißeln sind untereinander gleichlang. Im Leben sehen sie ziemlich dünn aus und verlaufen gleichmäßig bis zum abgestumpften Ende. An konservierten Exemplaren sehen sie meist nicht anders aus, so nach Sublimat- und FLEMMING-Konservierung und nach Färbung mit Hämatoxylin-DELAFIELD, Eisenhämatoxylin und Bordeauxrot. Dagegen sind sie nach Osmiumfixierung und Färbung mit GIEMSA-Lösung auffallend dick. Die Abbildungen der Textfig. B sind nach solchen Präparaten angefertigt.

Im Vorderende der Flagellaten, meist etwas seitlich von diesem gelagert, befinden sich zwei kontraktile Vacuolen, welche sich wie bei anderen Phytonomaden abwechselnd kontrahieren.

Im allgemeinen schwankt der Durchschnitt der Individuen in den Körpermaßen zwischen folgenden Grenzzahlen:

Länge des Körpers 7,5—14 μ selten 18, 20 u. 22 μ .

Breite des Körpers 4,5—9 μ

Geißellänge 12—17 μ

Kerndurchmesser 2—2,5 μ

Caryosomdurchmesser 0,75 μ

Durchmesser der großen Flüssigkeitsvacuole ca. 4,5—7 μ

Größter Durchmesser der kontraktilen Vacuolen 1—1,5 μ

Maße der Stärkekörner 2—2,5 : 1—1,75 μ

Maße des Stigmas 1—2 : 0,25—0,75 μ .

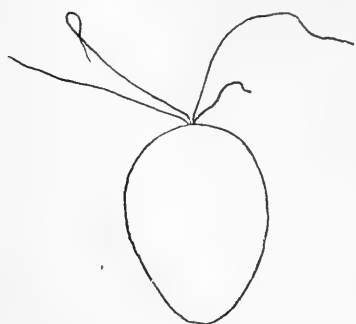
Größenabweichungen, welche unter experimentell abgeänderten Kulturbedingungen sehr häufig sind, werden in den späteren Kapiteln verzeichnet.

2. Der Teilungsvorgang.

Die Teilung des Körpers unseres Organismus ist von besonderem Interesse, da trotz des Vorhandenseins einer Membran eine vollkommene Längsteilung des Körpers samt der Membran durch allmähliche Durchschnürung erfolgt. Der Gang der Teilung läuft nicht immer gleichmäßig ab. Die Furche, welche beide Tochtertiere trennt, kann bald vom Vorderende, bald vom Hinterende früher und schneller einschneiden (Textfig. E 2 u. 3). Doch verlaufen die wesentlichen Stadien der Teilung immer in der gleichen Weise.

Exemplare, welche sich zur Teilung vorbereiten, sind in der Regel auffällig breit. Die Verbreiterung erfolgt stets in einer be-

stimmten Ebene, so daß beim normal schwimmenden Individuum diese Ebene der Wasseroberfläche parallel ist und das Stigma nach oben sieht. Die Geißeln sind zunächst am Vorderende noch eng vereinigt, während das Hinterende sich am stärksten verbreitert, so daß der ganze Körper eine breit kegelförmige Gestalt annimmt (Fig. 8, Taf. 1 u. Textfig. E3). Die große Flüssigkeitsvacuole im Innern des Protoplasmas folgt der äußeren Form des Körpers und dehnt sich im hinteren Teil weiter aus. Am Hinterteil beginnt nun der Körper des Flagellats sich zuerst einzufurchen. Bald folgt eine vordere Furche (Taf. 1 Fig. 9, 10 u. Textfig. E4—7). Ehe diese entsteht, haben sich die vier Geißeln in zwei Gruppen zu je zweien getrennt, die an der Vorderseite auseinander weichen (Textfig. E3 u. 4). Die Furche dringt von oben und unten immer tiefer ein (Textfig. E7). Zwischen beiden Tochtertieren bildet sich eine tiefe Mulde aus (Taf. 1 Fig. 9—11), die sich immer mehr vertieft, während gleichzeitig vorn und hinten die Durchfurchung weiter vor sich geht. Schließlich sind beide Individuen vollkommen voneinander getrennt, und ihr Umriß ist gleichmäßig oval geworden (Textfig. E8 u. 11). Trotz vollkommen abgeschlossener Gestalt können die Tochtertiere oft noch lange Zeit vereinigt bleiben. Sie hängen dann nur mehr mit einer eng umschriebenen Stelle ihrer Oberfläche zusammen (Textfig. E8). Unter taumelnden Bewegungen schwimmen sie gemeinsam umher; dabei sind sie mit dem Vorderende etwas gegeneinander geneigt, so daß beim Umdrehen der Tiere — sie setzen ja gemeinsam die Drehungen fort, welche das Muttertier und alle Teilungsstadien auch ausführten — sehr eigenartige Bilder sich bieten.

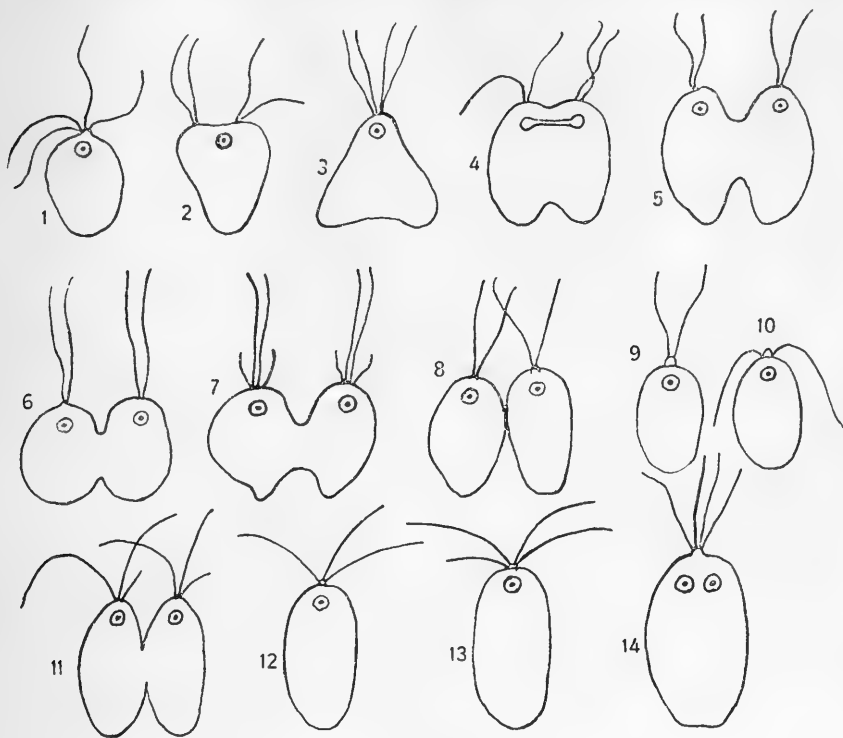


. Textfig. D.
Neubildung einer Geißel.

Während des Teilungsvorganges findet ein sehr starkes Wachstum des ganzen Körpers statt. Besonders auffallend ist das Wachstum in die Breite. Der einheitliche Körper der Tochtertiere stellt schließlich eine breite Platte dar; deren Bewegung ist besonders auffällig, da sie wie beim Einzelindividuum schwankend und taumelnd und um die Längsachse rotierend stattfindet.

Während des Teilungsvorganges kann die Ergänzung der Vierzahl der Geißeln in verschiedenen Stadien der Körperteilung vor

sich gehen. Meist vollzieht sich wohl die ganze Teilung, ehe die Neubildung von Geißeln beginnt. Dann trennen sich zwei zweigeißlige Tochttertiere, welche etwas kleiner sind, als das Muttertier war (Textfig. E 9 u. 10). Früher oder später bildet sich dann durch Auswachsen aus dem einheitlichen Basalkörper erst die dritte und dann



Textfig. E.

Teilungsstadien von *Polytomella*. (Nach dem Leben und Osmium-GIEMSA-
präparaten skizziert.)

1–10 wichtigste Teilungsbilder; Ergänzung der 2 Geißeln auf 4. 11–13 all-
mählicher Zuwachs der Geißeln von 2 auf 4. 14 zweikerniges Stadium.

die vierte Geißel neu (Textfig. E 12 u. 13 und Textfig. D). Oft beginnt aber auch die Ergänzung des Geißelapparats mehr oder weniger lange vor der Trennung der Tochttertiere. Dann kann zuerst eine dritte Geißel sich bilden (Textfig. E 11), oder es können auch bisweilen auf einem ziemlich frühen Teilungsstadium gleich zwei neue kleine Geißeln zu Seiten der beiden alten Geißeln hervorwachsen (Textfig. E 7). Fig. 78 u. 79 der Taf. 4 zeigt die allmähliche Neubildung und das

Wachstum der dritten Geißel. Die beiden Tochtertiere in Fig. 79 lagen im Präparat dicht nebeneinander und mußten sich wohl erst während der Konservierung voneinander getrennt haben.

Die Teilung zeigt noch eine Reihe weiterer Verschiedenheiten. So finden wir gar nicht selten Individuen, bei denen nach erfolgter Kernteilung die Körperteilung unterblieben ist (vgl. Textfig. E14 u. Taf. 4 Fig. 71). Offenbar tritt bei solchen Individuen die Körperteilung später noch ein; denn ich habe niemals eine weitere Vermehrung der Kerne in solchen beobachtet. Auch sieht man zweikernige Individuen auf allen möglichen Körperteilungsstadien (vgl. Taf. 4 Fig. 72—77).

Nicht selten sind Teilungspaare, welche aus auffallend kleinen Individuen bestehen, welche oft nur halb so groß sind wie die normalen (vgl. Fig. 83 u. 84, Taf. 4). Bedenkt man die Verwandtschaftsverhältnisse der Form, so wird man sehr geneigt sein, in solchen Paaren copulierende Gameten zu erblicken. Tatsächlich gibt auch ARAGAO an, Gameten beobachtet zu haben. Ich habe nie an solchen Paaren Anzeichen fortschreitender Verschmelzung beobachtet. Auch in Vorgängen an den Kernen war keine Andeutung von Copulations-schritten zu bemerken. Auch die wenigen Beobachtungen, welche ARAGAO als Anzeichen von geschlechtlichen Vorgängen gedeutet hat, sind für solche nicht beweisend. Wenn also auch das Vorkommen geschlechtlicher Prozesse bei der Art nach ihrer systematischen Stellung wahrscheinlich ist, so ist es durch Beobachtungen nicht gesichert. Allerdings ist bisher noch bei keiner Polyblepharide etwas von geschlechtlichen Prozessen beobachtet worden.

Wenn ich recht beobachtet habe, resp. wenn die wenigen Feststellungen, welche ich machen konnte, typischen Vorgängen entsprachen, so werden die beiden kontraktile Vacuolen auf die beiden Tochtertiere verteilt, von denen jedes eine erhält. Das Stigma dagegen bleibt wohl einem der Tochtertiere, während das andere ein neues bildet (vgl. oben S. 6).

Sehr merkwürdig müssen die Achsenverhältnisse der sich teilenden Tiere sein. Regelmäßig liegt nämlich bei sich teilenden Tieren, welche nach vollendeter Kernteilung sich noch nicht voneinander getrennt haben, der eine Kern tiefer als der andere. Das ist besonders auffällig bei ungeteilten zweikernigen Stadien. Auch die Kernspindeln liegen schief im Körper.

3. Systematische Stellung und Verwandtschaftsverhältnisse.

Unter den farblosen Formen der Zoomastiginen gibt es viergeißlige Gattungen nur in den Ordnungen der Polymastigina und Distomatina. Zu beiden kann unsere Art mit ihrem symmetrischen Bau und sonstigen Besonderheiten nicht gerechnet werden. Auch ARAGAO'S Annahme, daß es sich um einen neuen Typus unter den Protomonadinen handle, wie er glaubte, eine viergeißlige Amphimonadine, ist nicht haltbar. Alle Eigenschaften der von uns untersuchten Art weisen auf eine ganz andere Verwandtschaft hin. ARAGAO hatte diese Eigenschaften zum Teil übersehen, zum Teil nicht richtig erkannt.

Unter den Phytomastiginen sind symmetrisch gebaute, viergeißlige Formen schon längst bekannt. Und zwar finden sich solche in der Ordnung der Phytomonadina, unter welchem Namen seit KLEBS Polyblephariden, Chlamydomonadiden und Volvociden zusammengefaßt werden. In allen diesen drei Gruppen gibt es viergeißlige Gattungen. Unsere einzelnlebende Form hat keine näheren Beziehungen zu Volvociden. Dagegen ähnelt sie im Habitus einer Chlamydomonadide; man denkt unwillkürlich an eine farblose Form etwa der viergeißligen Gattung *Carteria*, wenn man sie näher untersucht. Stigma, Stoffwechselprodukt, Bau könnten für eine solche Verwandtschaft sprechen. Es fehlt aber die für Chlamydomonadinen charakteristische Cellulosemembran, innerhalb deren die Teilungen stattfinden. Wenn auch bei Chlamydomonadinen nicht stets eine Cellulosereaktion zu erzielen ist, stets ist die Membran bei ihnen als ausgeschiedenes Produkt des Plasmas zu erkennen, innerhalb deren die Teilung des Plasmaleibes stattfindet und welche als totes Gebilde zurückbleibt, wenn die Tochtertiere ausschwärmen.

Die Polyblephariden jedoch teilen mit unserer Art die nicht aus Cellulose bestehende Hüllschicht, welche als Teil des lebenden Körpers bei der Teilung mitgeteilt wird und sich stets dem Plasmaleib anschmiegt. Auch bei ihnen ist die Oberflächenschicht des Körpers immerhin membranähnlich ausgebildet, und man glaubt in ihrem Ausbildungszustand einen Übergang zur Bildung einer echten Membran erblicken zu dürfen.

Auch der Besitz des Stigmas, die Produktion von Stärke, die beiden vorn gelegenen kontraktile Vacuolen, überhaupt der gesamte Bau sprechen für nahe Verwandtschaft mit Polyblephariden.

Wie unter den übrigen Gruppen der Phytomonadinen, so sind auch unter den Polyblephariden schon eine Reihe von farblosen Nebenformen beschrieben. Ich erinnere nur an *Polytoma*, *Chlamydo-blepharis* u. a.

Mir scheint nun unsere Form in den wesentlichen Zügen mit einer Gattung übereinzustimmen, welche bisher für eine farblose Parallelf orm von *Carteria* gehalten wurde. Es ist dies die Gattung *Tetraphlepharis*, welche von SENN für zwei Arten begründet wurde, welche im Süßwasser Europas von verschiedenen Beobachtern gesehen worden waren. Es waren dies

1. *Chlamydomonas multifilis* forma KLEBS und
2. *Tetramitus globulus* ZACHARIAS.

Daß SENN für diese Formen einen neuen Gattungsnamen schuf, ist sehr berechtigt. Ob die Art *multifilis* forma KLEBS wirklich enger mit *globulus* zusammengehört, und damit eventuell mit unserer Form, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. KLEBS bezeichnet sie als eine farblose Form der *Chlamydomonas multifilis*. Er beschreibt die Zellen als breiteiförmig, die Zellhaut als längsstreifig (Plasmastränge?), vorn zwei pulsierende Vacuolen, an der Peripherie ein Stigma. Ferner Stärkekörner in einer hohlkugligen äußeren Schicht und im Plasma ein farbloses Öl, dazu die vier Geißeln. All das würde sehr gut stimmen, wenn nicht seine Angaben hinzukämen, daß die Zellhaut am Hinterende oft weit absteht und daß die Teilung in der Ruhe stattfindet. Da aber über die Teilung keine näheren Angaben vorliegen, muß die systematische Stellung der Art noch dahingestellt bleiben.

Tetraphlepharis (*Tetramitus*) *globulus* ZACHARIAS hat auch vier Geißeln, ist farblos, enthält Stärke und ist breit eiförmig. Infolge des regelmäßigen Baues kann es mit *Tetramitus* nichts zu tun haben. Die Plasmamembran wird als derb und deutlich sichtbar geschildert. Das Protoplasma hat netzige Struktur. Die Fortpflanzung soll durch Querteilung innerhalb der Membran des Mutterorganismus erfolgen, aus der die Sprößlinge dann später ausschlüpfen. Die Länge des Organismus wird mit 20 μ , die Länge der Geißeln mit 18—22 μ angegeben. Noch dazu schreibt mir Herr Prof. ZACHARIAS, daß er die Form in unserem herbstlichen Blätterabfall gefunden habe. Das würde nach den ernährungsphysiologischen Resultaten, welche ich im Kapitel 10 und 11 niedergelegt habe, auch sehr gut zu unserer Form passen.

In allen wesentlichen Punkten stimmt unsere Form mit den

genannten Arten gut überein, nur weichen die Angaben über ihre Fortpflanzung ab. Findet bei jenen wirklich die Teilung innerhalb der Membran statt, so handelt es sich um echte Chlamydomonaden, und unsere Form, eine echte Polyblepharide, hat nichts mit ihnen zu tun. Auch gibt ZACHARIAS an, daß *T. globosus* einen stark färbbaren Körper unterhalb des Kernes besitzt, der möglicherweise ein Pyrenoid sein könnte. Doch könnte das auch anders gedeutet werden.

Daß kein Stigma bei *Tetraphlepharis globosus* beschrieben wird, wäre nicht von größerer Bedeutung; denn bei den farblosen Nebenformen der Phytomonaden ist dessen Vorkommen schwankend. Wenn ARAGAO bei seinen Beobachtungen ein solches nicht etwa übersehen hat, fehlte es auch seiner Form.

Wenn ich mich auch angesichts der Angaben über die Fortpflanzung nicht entschließen kann, unsere Form ohne weiteres der Gattung *Tetraphlepharis* einzufügen, so möchte ich doch die Vermutung aussprechen, daß jene nicht genauer beschriebenen und durch Abbildungen illustrierten Angaben zweifelhaft sind und daß unsere Form doch einmal der Gattung *Tetraphlepharis* eingefügt werden kann.

Jedenfalls ist sie eine Polyblepharide; sie unterscheidet sich allerdings von den übrigen Formen dieser Familie durch die fehlende Metabolie. Von den genauer untersuchten Formen dieser Familie steht sie *Pyraminonas*, einer viergeißligen Form, am nächsten, während sie von *Polyblepharis* mit, nach DANGEARD, 6—8 Geißeln stärker abzuweichen scheint.

4. Notizen zur Biologie von *Polytomella*.

In meinen Kulturen, welche in hohen Zylindergläsern angesetzt waren, fand sich *Polytomella* meist in großen Massen an der Oberfläche, während die unteren Regionen der Infusion nur spärliche Individuen enthielten. Die Schwimmbewegungen sind sehr rasch und erfolgen unter Rotation des Körpers um die Längsachse. Bringt man die Organismen unter das Deckglas, so sammeln sie sich sehr bald an dessen Rändern oder um Luftblasen herum an. Auch von grünen Algen werden sie angezogen, besonders bei heller Beleuchtung. Daraus läßt sich schließen, daß sie sehr sauerstoffbedürftig sind. Das ergibt sich auch aus ihrem Verhalten in den Infusionen. In diesen halten sie sich immer in den oberflächlichen Schichten auf.

Wenn die Zersetzungs Vorgänge in den Infusionen fortschreiten, so verschwindet *Polytomella* sehr bald aus ihnen, indem die Indivi-

duen zur Cystenbildung übergehen. In solchen Flagellaten, welche vor der Encystierung stehen, häuft sich Stärke und Fett in erheblichem Maße an. Die große Vacuole in ihrem Innern verschwindet, die Körperform wird mehr und mehr abgerundet (vgl. Taf. 1, Fig. 1 u. 4). Manchmal werden sie aber von den Zersetzungs Vorgängen der Infusion überrascht, ehe sie sich encystieren können, und sterben dann ab.

Einige Versuche zeigten mir, daß *Polytomella* für Sauerstoff ausgesprochen positiv chemotaktisch ist.

Die abgekugelten Individuen sind vollkommen von Stärke erfüllt (Taf. 1, Fig. 4), daneben ist reichlich Fett vorhanden, wie durch Reaktion auf Osmiumsäure und Sudan III nachgewiesen wurde (Taf. 9, Fig. 229, 230 u. 233). Die Geißeln verschwinden, und ich habe den Eindruck, als würden sie eingezogen. Rotation des Plasmahinhaltes findet nicht statt. Um den abgekugelten Körper scheidet sich eine doppelt konturierte kräftige Cystenhülle aus, welche mit der Zeit eine gelbbraune Färbung annimmt. Die Individuen von *Polytomella* encystieren sich meist an der Oberfläche der Kulturflüssigkeit.

Näheres über meine Beobachtungen an encystierten Individuen und deren Weiterentwicklung findet sich im Abschnitt 8 u. 9, S. 54 u. 62.

Gut gedeihende Polytomellen bilden in ihrem Plasma reichlich Stärke; durch deren Bildung wird die zentrale große Vacuole mehr und mehr zurückgedrängt und kann ganz verschwinden. Man hat den Eindruck, als sei die Vacuolenflüssigkeit auf Kosten der Bildung der Stärkekörner verbraucht worden (vgl. Taf. 1, Fig. 1—4). Es ist nicht unmöglich, daß die Vacuole eine zuckerhaltige Flüssigkeit enthält, welche die Mutterlauge für die Bildung der Stärkekörner darstellt.

Stark mit Stärkekörnern angefüllte Individuen schreiten vielfach, wenn sie sich nicht encystieren, zur Teilung. Doch hängt der Teilungsvorgang durchaus nicht von dem Reichtum an aufgespeicherten Reservestoffen ab. Man sieht häufig Flagellaten mit sehr geringer Stärkespeicherung zur Teilung schreiten (vgl. Taf. 1 Fig. 8—10). Die Teilungen bei Individuen mit geringem Stärkevorrat und großer zentraler Vacuole verlaufen vollkommen normal. Solche Exemplare sind zu reichlicher Fortpflanzung fähig, treten in jungen und alten Kulturen auf und bilden in Kulturen, welche nicht gerade das Optimum der Nährlösung darbieten, sogar die Mehrzahl. Nur ganz selten liegt die große Vacuole zwischen Kern und Vorderrand. Das ist nur in den seltenen Fällen zu beobachten, in denen

der Kern weit nach hinten im Körper verschoben ist (Taf. 1 Fig. 20, Taf. 2 Fig. 27).

ARAGAO betrachtet Individuen mit großer Vacuole zwischen Kern und Geißelansatzstelle als Degenerationsformen. Die große Vacuole ist nach meinen oben gegebenen Darlegungen eine normale physiologische Erscheinung und hat mit Degeneration nichts zu tun. Auch ihre Lage im Körper ist von zufälligen Verhältnissen abhängig und hat keinen Einfluß auf das Gedeihen des Individuums. Auch die zweikernigen Formen sind nicht als Degenerationsstadien aufzufassen. Im Gegenteil, sie treten am häufigsten in den sich am stärksten vermehrenden Kulturen auf. Wie bei anderen Protozoen ist die Bildung zweikerniger Individuen eine Folge intensiver Ernährung und vorzeitiger Teilung des Kerns. Meist folgt bei solchen Individuen nachträglich noch die Körperteilung nach (vgl. Taf. 4 Fig. 71 u. Fig. 83).

Bringt man Exemplare in stark verdünnte Kulturlösung oder schließt man sie in Wasser unter ein Deckgläschen ein, so verändern sie sich in wenig Stunden (8—12 Std.) in auffälliger Weise. Ihre Gestalt wird schlank und schmal (Taf. 1 Fig. 5—7). Ihre Seitenränder sind parallel, Vorder- und Hinterende gleichmäßig abgerundet. Das Plasma ist blaß und durchsichtig und vacuolenreich. Fettropfen und Stärkekörner haben an Menge sehr abgenommen. Die letzteren sind auffällig klein. Häufig ist bei solchen Formen eine Zerteilung des Stigmas in mehrere Stücke (Taf. 1 Fig. 5 u. 7). Auch solche Hungerformen kommen gelegentlich noch zu normaler Teilung.

Wie aus dem Vorhandensein eines Stigmas bei normalen Exemplaren schon erschlossen werden kann, sind die Bewegungen von *Polytomella* in ausgesprochener Weise vom Licht beeinflusst. Im Kulturglas findet sich die Mehrzahl der Flagellaten an der vom Licht abgewandten Seite angesammelt. Auch unter dem Deckglas kann man die entsprechende Beobachtung machen. Auch die eigenartige Tanzbewegung auf der Stelle, welche schon ARAGAO beobachtete, hatte nicht, wie dieser Autor meint, etwas mit Thigmotropismus zu tun, sondern erfolgt stets in der vom einfallenden Licht abgewandten Richtung.

Das Flagellat ist offenbar negativ phototaktisch und positiv chemotaktisch. Es wäre für die Untersuchung dieser Reaktionen sehr geeignet. Leider gingen meine Kulturen ein, ehe ich diese physiologischen Untersuchungen hinreichend weit fortgesetzt hatte,

um sichere Ergebnisse berichten zu können. Auch die aus den Cysten gezogenen Kulturen waren bisher nicht hinreichend individuenreich, um die Versuche zu Ende zu führen.

Ein charakteristischer Einfluß des Lichts zeigte sich bei *Polytomella* insofern, als bei nachts angefertigten Präparaten die frühen Teilungsstadien überwogen. Wie bei grünen Flagellaten und anderen von solchen abzuleitenden farblosen Formen setzt also bei *Polytomella* die Teilung nachts ein. Zwischen 11 und 2 Uhr finden sich Prophasen, am Morgen meist Telophasen. Doch ist keine volle Gesetzmäßigkeit in dem zeitlichen Ablauf festzustellen. Man hat den Eindruck, als sei der von grünen Vorfahren vererbte Rhythmus im Abklingen.

5. Bau und Teilung des Kernes.

ARAGAO hatte in seiner Arbeit über *Polytomella* einen eigenartigen Kernteilungstypus beschrieben. Nach seinen Angaben entstehen in der Prophase der Mitose Chromosomen aus zwei Quellen: 1. aus der färbbaren Substanz des Außenkernes und 2. aus dem Caryosom.

In der Literatur finden sich zahlreiche Angaben über die Entstehung der Chromosomen von Protozoenmitosen aus dem Caryosom oder über die Beteiligung des letzteren am Aufbau der Chromosomen. Besonders HARTMANN und seine Schüler rechnen stets mit einem solchen Zusammenhang, und alle Versuche, die Protozoenmitosen in ein System zu bringen, machen besondere Kategorien nötig für Kerne, aus deren Caryosom Chromosomen entstehen sollen.

Nun gibt es aber keine Arbeit, in welcher eine Herkunft von Chromosomen aus dem Caryosom mit hinreichender Genauigkeit und genügender Kritik der Methoden beschrieben wäre. Ungenügende Präparate, wenig saubere Abbildungen und sehr lückenhafte Serien stellen das wesentliche Material für jene Behauptungen dar. Meist ist, nur überkommenen Anschauungen folgend, angenommen, daß das Caryosom am Aufbau der Chromosomen teilnehme.

Demgegenüber stehen eine Reihe von Untersuchungen, in denen mit aller Sorgfalt und Genauigkeit festgestellt ist, daß bei manchen Protozoen die Mitose so verläuft, daß das Caryosom den Teilungsapparat liefert, dabei seine ganze Substanz in diesen Dienst stellend. Die Chromosomen dagegen entstehen in all diesen genauer untersuchten Fällen im Außenkern, ohne daß eine sichtbare Abgabe von Material am Caryosom sich konstatieren ließe. Es ist färbbares

Material des Außenkernes, das im ruhenden Kern in feinsten Verteilung oder in Körnchen und Klumpen lagert, welches zum Aufbau der Chromosomen oder chromosomenähnlichen Bildungen dient. Zugleich ließen sich in der Prophase bei Protozoen Vorgänge darstellen, welche eine größere Annäherung, als bisher erkennbar war, an die Prophase der Teilung von Metazoenkernen ermöglichten. Ich denke dabei an schon publizierte Untersuchungen von v. WASIELEWSKI u. KÜHN an *Vahlkampfia*, einem Objekt, bei dem immer wieder Beteiligung des Caryosoms am Aufbau der Chromosomen behauptet worden war. Für das Caryosom ergaben sich gleiche Resultate aus mancherlei Untersuchungen, so aus denen von KÜHN u. SCHUCKMANN, am Kerne der Trypanosomen. Bei einer Reihe von Rhizopoden (Thecamöbinen und echten Amöben), so bei *Pyxidicula* und mehreren Protomonaden, hatte ich die entsprechenden Ergebnisse, welche erst zum Teil veröffentlicht oder im Druck befindlich sind. Daß die Teilungsumwandlungen des Caryosoms nicht nur bei niederen Protisten eine große Unabhängigkeit vom Außenkern zeigen, dafür sind die Eugleniden ein schlagender Beweis. Nicht nur bei *Euglena*-Arten, wie dies noch vor kurzem mein Schüler TSCHENZOFF für *Euglena viridis* nachwies, sondern auch bei zahlreichen anderen, wohl bei allen Euglenoideen macht das Caryosom seine Teilungsschritte völlig unabhängig von den anderen Bestandteilen des Kernes durch. Ich konnte das in letzter Zeit bei 6—7 Arten verschiedener Gattungen von Euglenoideen feststellen.

So boten mir denn gerade die Angaben ARAGAO's über den Kernteilungsvorgang bei *Polytomella* interessante Probleme dar, denen ich nachzugehen beschloß, als Stichproben an meinem *Polytomella*-Material mir zeigten, daß tatsächlich ähnliche Bilder, wie sie ARAGAO als Beweis für eine „Doppelmitose“ als Belege angenommen hatte, in den Teilungsstadien auftraten.

Ich konservierte, färbte und differenzierte nun eine große Anzahl von Polytomellen mit größter Sorgfalt, um die scheinbar so eigenartigen Vorgänge und Gesetzmäßigkeiten bei der Teilung ihres Kernes möglichst genau zu erforschen. Dabei wandte ich, um direkte Vergleiche zu ermöglichen, die gleichen gut erprobten Methoden an, welche mir bei der Untersuchung anderer Protozoen in den letzten Jahren von großem Nutzen gewesen waren.

Konserviert wurde mit heißer Sublimatlösung nach SCHAUDINN, mit Osmium-Sublimat und mit FLEMMING'scher Lösung. Die Färbungen erfolgten meist am Deckglas, an welches die Objekte bei

der Konservierung zum Teil unter Anwendung von Eiweißlösung angeklebt wurden.

Färbungen verschiedener Art dienten zur vergleichenden Untersuchung der Präparate, wobei größte Sorgfalt auf Differenzierung unter mikroskopischer Kontrolle verwendet wurde. So konnten die verschiedenen Phasen der Differenzierung direkt beobachtet und in bestimmten Zuständen des Präparats die Differenzierung abgebrochen werden.

Als Färbungen wurden wässriges Eisenhämatoxylin unter Nachfärbung mit Bordeauxrot, GIEMSA-Färbung und DELAFIELD'sches Hämatoxylin verwandt. Diese Färbungen ergänzen einander vortrefflich, und man erkennt mit der einen von ihnen Einzelheiten, welche mit der anderen nicht nachweisbar sind. Später färbte ich noch eine große Serie von Präparaten mit alkoholischer Eisenhämatoxylin-Lösung, deren Vorzüge ich erst inzwischen schätzen gelernt hatte. Diese Methode brachte wichtige Ergänzungen zum Verständnis des Kernbaues, wie wir unten sehen werden.

Der Kern liegt im ruhenden Tier im vorderen Drittel des Körpers in einer verdichteten Zone des Plasmas. Vergeblich suchte ich nach fibrillären Verbindungen mit dem Geißelpol des Körpers, wie sie ARAGAO beschrieb. Ein dichter Plasmastrang zieht sich allerdings oft von der Basis des Rostellums zum Kern. In Fig. 28 u. 32 ist er dargestellt. In Fig. 163 ist er auch bei beginnender Teilung sichtbar. Er ist aber deutlich als dichte Plasmaregion, meist sogar als Wand zwischen zwei Vacuolen zu erkennen. Man findet diese Verbindung nicht regelmäßig, sondern sogar ziemlich selten.

Häufiger beobachtete ich eine andere Verbindung des Kernes mit dem Vorderende in der Gegend des Rostellums. Bei vielen ruhenden Exemplaren sieht man vom Basalapparat der Geißeln zwei feine Linien in spitzem Winkel ausgehen und zwischen den Schenkeln dieses Winkels den Kern umfassen (Taf. 7 Fig. 162, 164 u. Taf. 9 Fig. 232). Manchmal kann man erkennen, daß es sich um die Aufsicht auf Protoplasmalamellen handelt, welche sich verschieden weit nach hinten in den Körper, über den Kern hinaus, erstrecken. In Fig. 162 u. 232 reichen sie nur bis zum Kern, in Fig. 164 reichen sie noch ein gut Stück in den Körper hinein. Sie laufen in solchen Fällen hart an der Kernmembran entlang. Fibrillen konnte ich mit aller Bemühung an diesen Stellen nicht nachweisen. Daß es sich um dichtere Plasmalamellen handelt, darauf weist auch die Beobachtung hin, daß das

zwischen ihnen und der Kernmembran eingeschlossene dreieckige (wohl kegelförmige) Stück des Protoplasmas oft eine besondere Struktur besitzt (Fig. 164 u. 232). Das weist darauf hin, daß es durch die Absperrung eine Änderung seines Stoffwechsels gegenüber seiner Umgebung erfahren hat. Nie findet man bei solchem Abschluß in diesem Gebiet Stärkekörner oder Volutingebilde.

Der ruhende Kern hat offenbar die Gestalt eines kugligen Bläschens; denn er zeigt bei jeder Lage des Flagellats einen kreisförmigen Umriß. Ihn umgibt eine zarte, aber deutliche Membran, welche schon im Leben erkennbar ist und bei den verschiedenen Färbungen verschieden stark hervortritt.

Das Caryosom des ruhenden Kernes ist ebenfalls kuglig und zeigt auch einen sehr regelmäßigen kreisförmigen Umriß. Wie es im Leben vollkommen homogen erscheint, so zeigt es auch bei den verschiedenen Fixierungen und Färbungen im Innern keinerlei Struktur. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin ist es tiefschwarz und zeigt auch bei weitgehendster Differenzierung keine morphologischen Sonderelemente im Innern. Treibt man die Differenzierung so weit, daß fast alle Schwarzfärbung mit dem Eisenlack aus dem Präparat geschwunden ist, so färbt es sich mit Bordeauxrot einheitlich dunkelrot. Bei GIEMSA-Färbung ist es, wie es für die meisten Kerne niederer Protozoen typisch ist, leuchtend blau gefärbt und hebt sich scharf von dem Außenkerne ab, in dem dann Membran, Grundsubstanz und Chromatinkörner sich rot färben. Es ist bei dieser Färbung ebenso einheitlich wie bei der DELAFIELD'schen Hämatoxylinfärbung. Das gilt für das Caryosom des ruhenden Kernes. Beim Caryosom des sich zur Teilung anschickenden Kernes werden wir Strukturen zu erwähnen haben. Nur bei Färbung mit alkoholischem Eisenhämatoxylin tritt sehr häufig eine dunkle Randzone des Caryosoms auf, welche aber vielleicht auch schon eine Erscheinung ist, welche mit ersten Teilungsvorbereitungen zusammenhängt.

Im Außenkern erkennen wir im Ruhestadium eine bei allen Färbungen zart sich färbende Grundsubstanz, welche manchmal radspeichenartig von der Membran zum Caryosom ausgespannt ist. Bei manchen Präparaten kann man dann deutlich erkennen, daß die Radien die Zwischenwände zwischen einer Reihe von Vacuolen der Grundsubstanz sind (Taf. 7 Fig. 161, 163 u. Taf. 8 Fig. 190). Am Rand ist stärker färbbare Substanz in verschiedener Anordnung erkennbar. Selten findet man Kerne, in denen sie staubförmig fein verteilt zu

sein scheint; denn nur eine stärker färbbare Zone deutet längs der Membran ihre Anwesenheit an. Meist erkennt man eine regelmäßige Reihe gröberer oder feinerer Körner, welche sich innerhalb der Membran in einer Schicht hinziehen (Taf. 2 Fig. 27, 28, 29 u. 33). Diese Körner färben sich stark mit Eisenhämatoxylin, lassen dieses aber viel leichter wieder los als die Substanz des Caryosoms. Daher gelingt es leicht, die Kerne so zu färben, daß das Caryosom tiefschwarz bleibt, während durch die Nachfärbung mit Bordeauxrot die Körner rot mit einem stärkeren oder schwächeren Anhauch von Braun werden, welcher letzterer von Resten des Eisenhämatoxylins herrührt (vgl. die oben zitierten Figuren, ferner Taf. 4 Fig. 71—83). Bei Färbung mit DEALFIELD'S Hämatoxylin heben sich diese Körner des Ruhekern nicht sehr stark von Membran und Grundsubstanz ab (Taf. 6 Fig. 138). Bei GIEMSA-Färbung sind sie dagegen sehr deutlich und zwar rot gefärbt (Fig. 134 u. 135). Sehr deutlich treten sie bei einer neuerdings von mir häufiger angewandten Methode der Färbung mit Eisenhämatoxylin in alkoholischer Lösung hervor. Da stellen sie wohlabgegrenzte Kügelchen von geringer Größe dar, welche sich sehr deutlich von der Grundsubstanz abheben (Taf. 7 Fig. 161 u. 162).

Daß diese Körner eine charakteristische Anordnung der Chromosomensubstanz im Ruhekern darstellen, entnehme ich daraus, daß sie wie in den freien Tieren so in den Cysten so gut wie immer vorhanden sind.

Bei Färbung mit EHRLICH'S Triacid (Taf. 6 Fig. 142) sind die radspeichenähnlichen Stränge sehr deutlich, die Körnchen verschwinden mehr. Stark abgehoben ist dann das rote, homogene Caryosom (Taf. 9 Fig. 232). Auch Färbung mit Methylgrün und Safranin liefert sehr klare Bilder; hier treten die Körnchen sehr deutlich hervor. Auch bei dieser Färbung ist der Gegensatz zwischen dem leuchtend roten Caryosom und der grünen Randzone sehr auffallend (Taf. 6 Fig. 137). Bei Färbung mit Hämalan ist die Kernmembran scharf ausgeprägt, das Caryosom stellt sich als kompaktes Körperchen mit scharfer dicker Randzone dar. Das Außenchromatin ist sehr deutlich. Mit Alaunkarmin färbt sich das Caryosom sehr blaß und erscheint auffallend groß. Die Chromatinkörner des Außenkerns sind dagegen sehr stark gefärbt.

Die ersten Anzeichen der Teilung sind an Prophaseerscheinungen zu bemerken, wie sie nach meinen neueren Untersuchungen bei Protozoen weit verbreitet sind, bisher offenbar aber meist übersehen

wurden. Unter mancherlei Umbildungen sieht man die färbbare Substanz der Randzone sich zu Gebilden umformen, welche wir wohl nicht anders als mit dem Namen von Chromosomen bezeichnen können.

Waren schon im Ruhestadium die färbbaren Körner des Außenkerns deutlich und gut erkennbar, so werden sie es offenbar in viel höherem Maße, wenn die ersten Vorstufen der Teilung eintreten. Es ist ja schwer, bei diesen Frühstadien etwas darüber auszusagen, was noch Ruhekern und was Teilungsvorbereitung ist. In rasch wachsenden Kulturen ist der Zwischenraum zwischen zwei Teilungen sicher nicht sehr groß, und es mag sein, daß oft der Kern zwischen zwei Teilungen nicht zur vollkommenen Ruhe zurückkehrt. Wir sahen ja oben (S. 18), daß die Teilung hauptsächlich nachts vor sich geht. Doch kommen, wie bei anderen Formen mit nächtlicher Fortpflanzung, auch tags Teilungen vor. Immerhin kann man aus der Tatsache, daß in den bei Tag konservierten Präparaten die Formen mit einem an der Kernmembran anliegenden Kranz von färbbaren Körnern vorherrschen, schließen, daß diese Anordnung dem typischen Ruhezustand entspricht. In den ersten Nachtstunden mehren sich die Individuen, in denen die Körner von der Membran abgerückt sind und zwischen dieser und dem Caryosom einen mit breiter Umrisslinie konzentrischen Kranz bilden. Die färbbaren Körner halten niemals das Eisenhämatoxylin so stark zurück wie das Caryosom, wenigstens in diesen Stadien. Sie sind größer und schärfer konturiert als die Randkörner.

Man hat durchaus den Eindruck, als bildeten sie nur einen horizontal im Kern des im Präparat liegenden Körpers angeordneten Ring. Das ist eine weitere Veränderung gegenüber der Anordnung im ruhenden Kern, in dem ringsum die Hohlkugel der Membran auf der Innenseite von färbbaren Körnern bedeckt war (Taf. 2 Fig. 29, 33, Taf. 4 Fig. 161—163, Taf. 8 Fig. 191 u. 192).

Die Körner sind so deutlich abgegrenzt und ihre Zahl relativ so gering, sobald sie den Ring gebildet haben, daß man sie zählen kann. Ich zählte ihrer 14—20, stets mehr als 10, stets verschiedene Zahlen (Fig. 191 u. 192). Ich bin daher geneigt, sie als einen Übergang zu jenen Stadien aufzufassen, in denen eine konstante, in allen Kernen gleiche Zahl färbbarer Elemente sich nachweisen läßt.

Wie wir schon annehmen müssen, daß die Einzelkörner des Rings aus kleineren Körnern des Membranbelags entstanden sind,

so haben wir Anhaltspunkte, welche darauf hinweisen, daß sie selbst wiederum zu größeren Gebilden sich vereinigen. Manche Bilder, so Fig. 30, 31, 34, 38, 49 auf Taf. 2, deuten direkt an, daß ein Zusammenfließen mehrerer solcher Körner zu größeren Gebilden stattfindet. Wir können eine Reihe von verschiedenen Kernen zusammenstellen, in welcher die Körner immer dicker, immer schärfer konturiert werden und dabei an Zahl abnehmen (Taf. 2 Fig. 30, 33, 38, 41, 42, 49, 50). An solche Bilder schließen sich nun weitere an, welche ich als Vertreter des zeitlich nächstliegenden Abschnitts des Teilungsvorgangs betrachte. Diese Bilder sind vor allem in Eisenhämatoxylin-Präparaten schwer zu deuten.

In den nächsten Stadien gehen nämlich Veränderungen am Caryosom vor sich. Diese verwirren das Bild außerordentlich, wenn es nicht gelingt, durch Modifizierung der Eisenhämatoxylin-Färbung und durch die Anwendung anderer Färbungen zwischen den Bestandteilen des Caryosoms und den färbbaren Körnern, welche die Chromosomensubstanz repräsentieren, genau zu unterscheiden.

Es sind das die Stadien, welche ARAGAO veranlaßten, von einer Doppelmitose bei seinem Objekt zu sprechen. Ähnliche Bilder hat er auch von einer Amöbe beschrieben, der er wegen der Eigentümlichkeit ihrer Kernteilung den Namen *diplomitotica* gegeben hat. Auf letztere will ich hier nicht eingehen, wohl aber auf seine Teilungsbilder von *Polytomella*, welche ja für mich der Anlaß waren, viel Mühe und Sorgfalt auf die Untersuchung dieses Objektes zu verwenden.

ARAGAO gibt an, daß sich im Kern von *Polytomella* Chromosomen sowohl aus der peripheren färbbaren Substanz als auch aus dem Caryosom bilden. Seine Abbildungen und knappen Schilderungen sind ungenügend, um ein klares Bild von den seltsamen Umbildungen zu geben, welche er bei der Entstehung der Kernspindel annimmt. Er gibt an, daß nach Bildung von etwa 12 peripheren Chromosomen das Caryosom ebenfalls in eine Anzahl von Chromosomen zerfalle, welche sich später in der Längsachse der Spindel lagern und die Achse sogar direkt bilden sollen, während die peripheren Chromosomen sich zu einer Äquatorialplatte ordnen. Auch beschreibt er ein Centriol und bildet es ab. Doch steht es nach seiner Darstellung den Teilungsvorgängen nicht vor und führt sie nicht, sondern folgt ihnen eher nach. Aus den Chromosomen des Caryosoms sollen die Polplatten entstehen, während die „peripheren“ Chromosomen erst später Tochter-

platten bilden, die zu den Polen wandern. Gegen den Schluß der Teilung sind die Spindeln langgestreckt und ihre Pole schließlich noch durch die Centrodosome der Centriolen verbunden. Aus den Caryosomchromosomen rekonstruiert sich das Caryosom, aus den peripheren Chromosomen der Außenkern.

Diese etwas seltsame Beschreibung ist nicht mit Notwendigkeit aus den Abbildungen ARAGAO's abzulesen. Auch sind diese nicht zahlreich und genau genug, um als genügender Beleg für so weittragende Behauptungen dienen zu können. Zudem werden wir sehen, daß meine Beobachtungen, die in vielen Punkten von denjenigen ARAGAO's abweichen, uns den Schlüssel für seine falschen Deutungen darbieten. Ich hätte gern den Angaben ARAGAO's welcher sonst gute und gediegene Beobachtungen veröffentlicht hat, mehr Vertrauen entgegengebracht. Ich mußte mich aber überzeugen, daß er, offenbar verführt durch die Ergebnisse einer einseitigen Technik und unter dem Einfluß der vielfach vagen und schwankenden Ideen PROWAZEK's, zu einer sehr willkürlichen Konstruktion des Teilungsvorgangs gelangte.

Aus meinen Präparaten ergibt sich als erstes Anzeichen der fortschreitenden Teilung nach der Bildung des Rings der färbbaren Körperchen eine Vergrößerung des Caryosoms. Es erscheint aufgequollen, hat einen größeren Durchmesser und hat in seiner Substanz an Dichte verloren. Letzteres ist daraus zu erschließen, daß es sich nicht mehr tiefschwarz in Eisenhämatoxylin färbt, sondern dunkelbraun. Auch bei den übrigen Färbungen erscheint es viel heller als im Ruhekern. In vielen Fällen kann man an Stelle des vorher homogenen Baues Strukturen im Innern des Caryosoms erkennen. Der Umfang des Caryosoms ist stark gewachsen, der Zwischenraum zwischen ihm und der Kernmembran sehr verringert. Dies zeigen sehr deutlich die Figg. 29, 50 der Taf. 2, 191, 192. 194 der Taf. 8 usw.).

Vielfach bleibt der Rand der Caryosomkugel dunkel, während die Mitte sich aufhellt (Taf. 2 Fig. 40, 49). Dann kann man im Mittelpunkt der Caryosomkugel oft ein Körperchen erkennen, welches durchaus den Eindruck eines Centriols (Fig. 74, 76, Taf. 7 Fig. 86 a—d) macht. Ob es wirklich ein Centriol ist, vermag ich nicht zu entscheiden. Ich halte es für durchaus unwahrscheinlich. Jedenfalls war es mir durch sorgfältigste Variierung der Methoden nicht möglich, in einem der späteren Spindelbildungsstadien Centriole nachzuweisen. Trotz aller Bemühungen konnte ich an den

Spindelpolen kein Centriol und keine entsprechende Verdichtung auffinden. Ein einziges Bild eines Prophasestadiums könnte als Beweis für das Vorhandensein eines Centriols gedeutet werden. Es ist dies Fig. 58 der Taf. 3, in welcher nach Zerfall des Caryosoms zwei der Zerfallstücke durch einen spindelähnlichen Strang verbunden sind, der etwa als Centrodese gedeutet werden könnte. Solche Bilder lassen mich ARAGAO's Angaben über Vorkommen des Centriols verstehen. Wir werden aber bald sehen, daß sie ganz anders gedeutet werden müssen.

Das aufgequollene Caryosom zerfällt nämlich in der Regel in Stücke, nachdem es eine Reihe weiterer Veränderungen im Bau gezeigt hat. Seine Randsubstanz zerlegt sich zunächst in mehrere Brocken, welche sich durch ihre dunkle Färbung stark von der Grundsubstanz abheben (Taf. 2 Fig. 36, 38, 40; Taf. 7 Fig. 163). Dabei hat man den Eindruck, als ob das vermeintliche Centriol einem Stück der Randsubstanz entspräche, das nur bei der zufälligen Einstellung des Kerns eine scheinbar zentrale Lagerung habe (Taf. 2 Fig. 41, 42; Taf. 8 Fig. 198 a). Nicht selten liegen auch in dem hellen Hof in der Mitte des Caryosoms eine größere Anzahl Körner; ich zählte ihrer 2, 3, 5, 7 (Taf. 8 Fig. 198 b—d).

Man könnte eines dieser Körner leicht für ein Centriol halten. Da aber keines von ihnen sich funktionell wie ein solches verhält, ist wohl kein Centriol vorhanden. Aus den Bildern ersieht man aber, wie leicht voreingenommene Anschauungen zur Annahme von Centriolen führen können.

Jedenfalls zerfällt in den folgenden Stadien das Caryosom unter Verquellung eines Teils seiner Substanz in Stücke. Dabei entstehen nicht selten die seltsamen Bilder, welche ARAGAO als Chromosomenbildung aus dem Caryosom bezeichnete. Tatsächlich verführen sie sehr zu einer solchen Deutung (vgl. Taf. 2 Fig. 35 u. 43). Auch lagern sich nicht selten wirkliche Chromosomen so an das Caryosom, daß man annehmen könnte, sie wüchsen aus ihm hervor (Fig. 45). Wie aber die weitere Verfolgung der Teilungsstadien zeigen wird, müssen die Vorgänge ganz anders gedeutet werden.

Offenbar können die Veränderungen am Caryosom auf zwei verschiedenen Wegen erfolgen. Entweder es quillt die ganze Substanz des Caryosoms als einheitlicher Körper auf, färbt sich immer blasser und verschwindet endlich gänzlich. Offenbar löst sie sich im Kernsaft auf. Oder das Caryosom zerfällt in verschiedene große, unregelmäßig gestaltete Brocken, welche verschieden dicht sind, sich

dementsprechend bald heller, bald dunkler färben. Auch sie verschwinden allmählich, lösen sich also wohl auf. Dieser Auflösungsprozeß kann sich verschieden lang hinziehen, so daß wir in den verschiedenen Stadien der Prophase, ja bis weit in die Metaphase und in den Anfang der Anaphase hinein noch Trümmer des Caryosoms zwischen den Chromosomen auffinden können. In den späteren Stadien der Anaphase ist in den meisten Präparaten keine Spur der Caryosomsubstanz mehr nachweisbar (Fig. 41, 38, 48, 46, 47, 51, 54, 57, 58).

Während der Aufquellung der Caryosomsubstanz hat sich ihr färberisches Verhalten im Vergleich zu der Substanz der peripheren färbbaren Körner erheblich geändert. Während sie jetzt weniger dicht erschien und immer weniger Eisenhämatoxylin oder andere Farbstoffe zurückhielt, nahm die Dichtigkeit und Färbbarkeit jener Körner immer mehr zu. Sie waren nun zum Teil als schwarze Körner um das rote Caryosom (Eisenhämatoxylin — Bordeauxrot) (Fig. 36, 38, 40) oder als blaue Körner um das rote Caryosom (GIEMSA) geordnet. Während des Verschwindens der Substanz des Caryosoms sah man bisweilen eine Längsstreckung seiner Trümmer, welche wohl auf einen zähflüssigen Zustand derselben zu schließen erlaubte (Fig. 37). Doch wurde kein Anzeichen dafür gefunden, daß etwa Teile des Caryosoms als geformte Gebilde an die Pole der später entstehenden Spindel wandern und deren Polarisierung bedingen. Nur die Fig. 58 könnte, wie schon erwähnt, für eine solche Annahme sprechen. In allen möglichen Stadien der Kernteilung können solche Caryosomtrümmer in ihrem zähflüssigen Zustand noch in die Länge gestreckt werden oder sonstwie ihre Form ändern. Sie können verschiedene Dichte annehmen und stärker oder schwächer färbbar sein. So können sie je nach ihrem Zustand hervortreten oder verschwinden. Und je nach den Konservierungs- und Färbungsmethoden können sie sichtbar oder unsichtbar sein, je nach dem Differenzierungsgrad im gleichen Präparat deutlich und undeutlich werden, ja vollkommen auslöschen.

So hat man denn den Eindruck, daß die Caryosomsubstanz im Verlauf der Kernteilung immer flüssiger wird und dabei bipolar verteilt den Polen zuströmt. Manchmal geschieht das unter so starkem Verlust der Dichtigkeit und Färbbarkeit, daß man den Eindruck hat, es sei das ganze Caryosom aufgelöst und in die Spindelsubstanz übergegangen. In anderen Fällen enthält diese Brocken des Caryosoms beigemischt, die zähflüssig und dicht sind, sich noch stark

färben und allmählich sich in der Spindelsubstanz lösen. Und schließlich gibt es Fälle — wir werden sie gleich nachher schildern —, in denen ein so großer Anteil der Caryosomsubstanz dicht und zähflüssig bleibt, daß mit bestimmten Konservierungs- und Färbungsmethoden eine Caryosomhantel durch den ganzen Teilungsvorgang nachweisbar bleibt, wie sie für niedere Protozoen mit ihren Caryosomkernen typisch ist.

Ich habe nicht den geringsten Anhaltspunkt dafür gewonnen, daß Teile der Caryosomsubstanz zu Chromosomen werden oder am Aufbau von solchen sich beteiligen. Jedenfalls können das keine geformten Bestandteile sein. Die Möglichkeit allerdings, daß flüssige Substanzen, die vom Caryosom stammen, zum Wachstum der Chromosomen resp. ihrer Bildungsstadien beitragen, läßt sich nicht mit Sicherheit ausschließen. Einige Bilder (Fig. 169—172) weisen immerhin auf eine solche Möglichkeit hin. Doch erscheint dies nach den Vorgängen an den färbbaren Körnern des peripheren Kranzes durchaus nicht wahrscheinlich.

Jene Körner sind nämlich während der Stadien der Prophase, in denen sich das Caryosom in der beschriebenen Weise umwandelte, nicht mehr, sondern weniger, nicht größer, sondern kleiner geworden. Zu der Zeit, in welcher sie im Gegensatz zum Caryosom dunkler färbbar wurden, bekamen jene Körner scharfe kreisförmige Umrisse, sie wurden Kugeln von sehr dichter Substanz. Die Figg. 36—44 der Taf. 2 zeigen diese stark färbbaren Kugeln in unregelmäßiger Anordnung um das aufgelockerte Caryosom. In manchen Fällen ist es sehr schwer, zwischen ihnen und den Trümmern des Caryosoms mit Sicherheit einen Unterschied zu machen (Fig. 37 u. 38). Fast stets unterscheiden sie sich jedoch in diesen Stadien durch die regelmäßige Gestalt und die starke Färbbarkeit. Die Mannigfaltigkeit der Formen dieser Bildungen ist sehr groß und weist darauf hin, daß verschiedene Vorgänge an ihnen ablaufen. Sie sind bald größer bald kleiner, bald kugel- bald stabförmig, bald einzeln bald gepaart; meist finden sie sich in ganz regelmäßiger Zahl.

Manche Bilder in diesen Stadien weisen darauf hin, daß die Kugeln des peripheren Kranzes sich zu größeren Gebilden vereinigen (Taf. 2 Fig. 30, 35, 39, Taf. 9 Fig. 192), daß die so entstandenen größeren Kugeln durch Verdichtung wieder kleiner werden und schließlich in einer bestimmten Anzahl vorhanden sind. Gerade in den Stadien, in denen die Kugeln am dichtesten und am dunkelsten gefärbt sind, also am besten trotz ihrer Kleinheit erkannt werden können, lassen sich

ihrer in jedem Kern 10 Stück zählen. Ich konnte diese Zahl in einer sehr großen Anzahl von Kernen zählen, wohl mehreren Hunderten. Niemals fand ich in den Kernen, in denen der Zerfall des Caryosoms schon fortgeschritten war, ihrer mehr als zehn. Mehrmals fand ich nur acht; ich hatte aber dann immer Anlaß anzunehmen, daß infolge der Anordnung im Präparat einige der Gebilde unter anderen Strukturen, z. B. unter dem Caryosom oder seinen Trümmern, verborgen lagen. Taf. 6, 7 u. 8 zeigen zahlreiche der äußerst mannigfaltigen Formen, unter denen die zehn Chromatingebilde im Raume des peripheren Kernes auftreten. Während diese hervortreten, pflegt das Caryosom allmählich zu zerfallen und sich aufzulösen. Dieser Vorgang tritt aber unregelmäßig, später oder früher ein. Er verläuft keineswegs parallel mit der Bildung der chromosomenartigen Körper. So sind diese manchmal vor allen Anzeichen des Zerfalls am Caryosom fertig gebildet, in anderen Fällen bei völlig zerfallenem Caryosom noch nicht klar ausgebildet und in der Normalzahl vorhanden (vgl. Taf. 8 Fig. 210—214, Taf. 7 Taf. 8 Fig. 166, 167, 168, 201—204).

In der Prophase entstehen also bei *Polytomella* im Außerkern, und zwar, soweit dies durch Beobachtung der Strukturen feststellbar ist, ausschließlich aus Bestandteilen des Außerkernes, zehn chromosomenähnliche Gebilde (Fig. 34, 48, 47, 58, 140, 143, 144).

Wie schwer verständlich für uns noch im einzelnen die Einwirkung der Farbstoffe auf feine Zellstrukturen ist, davon geben die Erfahrungen eine Vorstellung, welche ich an unserm Objekt mit einer besonderen, schon mehrfach erwähnten Färbungsmethode gemacht habe. Ich wandte bei einer neuen Kultur, welche viele Teilungsstadien enthielt, alkoholische Eisenhämatoxylin-Färbung an. Die Präparate kamen dabei nach der Fixierung nicht mehr in wässrige Lösungen, sondern wurden nunmehr nur in Alkohol von nicht weniger als 50% gebracht.

Folgendes ist das Rezept, nach dem ich bei Färbung meiner Präparate verfuhr.

2% Lösung von Eisenalaun in Wasser
davon 1 Teil auf 10 Teile 50% Alkohol,
dient zum Beizen und Differenzieren.

4% Lösung von Hämatoxylin in Wasser
davon 1 Teil auf 10 Teile 70% Alkohol,
dient als Farbe.

Die Präparate werden am besten, wenn etwa 10—20 Minuten

gebeizt, dann $\frac{1}{2}$ Stunde gefärbt wird, worauf die Differenzierung unter dem Mikroskop bei starken Vergrößerungen kontrolliert wird. Bei Einhaltung dieser Zeiten sind Präparate in einigen Stunden herzustellen. Doch ist es oft nützlich, die Präparate länger im Farbstoff zu lassen; dann kann man Stunden auf das langsame Differenzieren verwenden und viele Feinheiten an den Präparaten entdecken. Protozoenpräparate verlangen, wenn sie gut werden sollen, viel Sorgfalt und Zeitaufwand. Alle die sogenannten Schnellmethoden liefern mäßige, zu cytologischen Forschungen wenig geeignete Präparate. Das stimmt auch mit den Erfahrungen sorgfältiger Untersucher der Metazoenzellen überein, wie aus den Zellstudien BOVERI's u. a. hervorgeht.

Bei dieser Methode traten Strukturen hervor, welche bei den anderen Färbungsweisen vollkommen verschwunden waren. Taf. 7 u. 8 zeigen die Resultate der neuen Färbung in Abbildungen, welche mit aller Sorgfalt möglichst naturgetreu hergestellt wurden. Während die Anfangs- und Endstadien vollkommen den Bildern, welche mit den früheren Methoden erzielt waren, entsprechen, finden sich bei den mittleren Stadien interessante Abweichungen. Sie beziehen sich vor allem auf die Umwandlungen des Caryosoms.

Auch hier läßt sich ein Zerfall und eine allmähliche Auflösung des Caryosoms in den Serien nachweisen. Aber die auftretenden Gebilde lassen die zugrundeliegenden Vorgänge viel deutlicher erkennen. Auch bei dieser Behandlungsweise sieht man Bilder der ersten Teilungsvorbereitung, bei denen das Caryosom gegenüber seinem Umfang während der Kernruhe bedeutend aufgequollen ist (Fig. 164 u. 166). In etwas späteren Stadien sieht man seine Substanz viel deutlicher im Zusammenhang bleiben als bei den anderen Methoden. Man erkennt nicht mehr immer deutlich gesonderte Caryosombrocken, sondern oft eine einheitliche, aufgequollene Masse mit verdichteten Stellen (Fig. 167), welche offenbar bei den anderen Methoden den Brocken entsprechen. Von der gequollenen Caryosommasse bleiben auch hier die chromosomenähnlichen Bildungen klar getrennt. Immerhin kann man auch bei dieser Methode sich fragen, ob nicht Substanzteilchen sekundär am Aufbau der Chromosomen teilnehmen. Wahrscheinlich ist dies jedoch nicht, da sie nach Zahl und Größe oft schon vor der Auflösung des Caryosoms festgelegt sind.

Die Bilder, welche bei der alkoholischen Eisenfärbung die sich ausbreitende Substanz des Caryosoms darbietet, sind sehr ver-

schiedenartig. Offenbar werden manche Bestandteile des Caryosoms rascher als andere in ihrem Dichtigkeitszustand verändert. Bemerkenswert ist eine Tendenz zur Längsstreckung, welche sich in der aufquellenden Caryosomsubstanz bemerkbar macht und die Grundlage für die Bildung der Spindel liefert. Man hat bei manchen Präparaten den Eindruck, als wüchsen Bestandteile aus dem unregelmäßigen Klumpen, in den sich das Caryosom umgewandelt hat, hervor (Fig. 169, 216 u. 217). Indem die Hauptmasse der Caryosomsubstanz dabei weniger dicht und umfangreicher wird, bietet sie den Anblick einer quellenden Substanz. Dabei ist es sehr merkwürdig, daß ihre verschiedenen Teile sich verschieden verhalten können.

Die aufgelockerte Substanz streckt sich in die Länge, wird bipolar orientiert und bildet eine deutliche Spindelfigur (Fig. 169 bis 174, 201—205), welche sich quer durch den wie eine Vacuole aussehenden Kernraum erstreckt. Dieser ist im Anfang dieser Vorgänge noch ganz kuglig, streckt sich aber allmählich zu einem Oval. Die Enden dieses Ovals sind stumpf, die Längsachse der Spindel genau senkrecht zur Längsachse des Zellkörpers eingestellt. Der Raum dieses vacuolenähnlichen Gebildes ist offenbar im Leben mit Kernsaft erfüllt.

Vergebens habe ich auch bei dieser Färbungsmethode nach einem Centriol oder einer ähnlichen Bildung gesucht, welche etwa die Polarisierung der Spindel bedingte. Es müssen hier die nämlichen Kräfte tätig sein, welche bei den typischen Caryosomspindeln wirksam sind und über welche ich mich schon in meiner Arbeit über *Pyxidicula* (DOFLEIN 1916a) ausgesprochen habe. Eine Abhängigkeit des Streckungsvorgangs von einem Centriol ist nicht anzunehmen. Ein solches müßte vielmehr den gleichen Gesetzmäßigkeiten wie die übrige Caryosomsubstanz unterworfen sein, deren einzelne Stücke sich unabhängig voneinander in die Länge strecken.

Die so entstehende Spindel entwickelt sich mehr und mehr zu einem Bündel von Spindelfasern, welche ziemlich kräftig sind; einige von ihnen pflegen durch Stärke und Färbbarkeit hervorzutreten. Man hat durchaus den Eindruck, als seien diese dicken, stark färbaren Spindelfasern durch Quellung einzelner Brocken des Caryosoms entstanden (Fig. 169, 172, 201, 202). Es scheint, als schwämme ihre Masse allmählich in der gleichmäßig werdenden Masse der Spindel. Nicht selten wird die Spindel im Verlauf der Entwicklung so gleichmäßig, daß man keine Spur ihrer Entstehung

aus der dichten Masse des Caryosoms mehr wahrnimmt. Die einzigen dunklen Massen, die man in ihr dann bemerkt, sind die scharf umrissenen, genau zählbaren Chromosomen (Fig. 173, 174, 204, 205). Also auch bei dieser Färbungsmethode geht deutlich aus der dichten Masse des Caryosoms die viel weniger dichte der Spindel hervor; aus ihr entstehen die Spindelfasern, sie strecken sich und ordnen sich zur bipolaren Figur an.

Durch eine Reihe von mir beobachteter Figuren wird nun klar, daß die Dichtigkeitsänderung der Trümmer des Caryosoms zu verschiedener Zeit vor sich gehen kann. Manchmal bleiben dunkel färbbare Caryosomtrümmer lange in der Spindel zurück, strecken sich dann, werden offenbar erweicht und nehmen noch nachträglich am Aufbau der Spindelfasern teil (Fig. 169, 172). Ja es kommt vor, daß ein großer Bestandteil des Caryosoms erst nachträglich aufweicht, sich dann in seiner ganzen Masse dem Streckungsvorgang der Spindel anschließt und eine eigene Teilungsfigur bildet. Möglicherweise ist das Bild der Fig. 58, auch vielleicht Fig. 57, und wohl sicher das, was ARAGAO als Centriol und Centrodosome deutet, auf solche sich streckende Caryosombrocken zurückzuführen.

Die zurückgebliebenen Caryosomtrümmer liegen in mehr oder minder verteiltem oder verquollenem Zustand in der Spindel zwischen den Chromosomen. Die Figg. 201, 202, 203 und 205 zeigen mehrere Phasen der allmählichen Verquellung des Caryosomrestes zwischen den Chromosomen. Ähnliche Phasen sind in Fig. 169, 170, 172 zu sehen.

Offenbar ist die Dichteänderung der Caryosombestandteile eine allmähliche und schreitet bis zu verschiedenen Graden fort. Es kommt nicht selten vor, daß Teile der Caryosommasse nicht vollkommen eingeschmolzen werden und in einem Zustand mittlerer Entdichtung von den Teilungsbewegungen ergriffen werden. Dann genügt ihre Dichte noch, um die Färbung mit dem alkoholischen Eisenhämatoxylin ebenso stark zurückzuhalten wie die Substanz der Chromosomen. Solche Caryosombestandteile färben sich dann dunkelbraun bis schwarz. Auch die Formen, die sie im Verlauf der Teilung annehmen, entsprechen den Voraussetzungen, die sich bei Annahme einer dichten, zähflüssigen Beschaffenheit der Substanz ergeben.

Fig. 175—182 zeigen, wie sich in einem solchen Fall die zäheren Caryosombestandteile verhalten. Sie werden zipfelförmig in die Länge gezogen und stellen sich mit ihrer Längsachse in diejenige der Gesamtspindel (Fig. 175 u. 176). Dabei nehmen sie oft einen

dreieckigen Umriß an. Meist sind sie fast oder ebenso dunkel gefärbt wie die Chromosomen, die vorläufig noch regellos um sie herumliegen (Fig. 175 u. 176). Sie schmiegen sich der Spindel an, über deren Rand sie manchmal seitlich vorragen (Fig. 175 u. 176). Im weiteren Verlauf der Teilung streckt sich das stabförmig werdende Gebilde in die Länge, während die Chromosomen um seinen mittleren Teil eine Äquatorialplatte bilden (Fig. 177). Diese, d. h. die Chromosomen, liegen in dem Zwischenraum zwischen der Kernmembran und der entstehenden Caryosomhantel.

Bei diesen Präparaten zeigt sich also in der Spindel eine Sonderung in zwei deutlich getrennte Teile; ein zentrales stabförmiges Gebilde von dichter Beschaffenheit und entsprechend dunkler Färbung nimmt die Mitte der Spindel ein. Es erinnert durchaus an die Caryosomhantel, wie sie bei der Teilung der Kerne so vieler niederer Mastigophoren und Rhizopoden sich bildet. Ihrem Ursprunge nach ist sie auch mit einer solchen gleich zu setzen. Außen wird sie von dem Raume umgeben, den die Kernmembran einhüllt; dieser wird mehr und mehr in die Länge gestreckt und nimmt ovoide Gestalt an. Der Raum selbst ist nicht durchaus von einer dünnen Flüssigkeit angefüllt. Solche ist zwar vorhanden, auf den Kernsaft zurückführbar. Sie ist durchsetzt von einem zarten Gerüstwerk, das meist deutlich nach Art einer Spindel angeordnet ist und aus Spindelfasern besteht. Diese sind dichter oder weniger dicht, manche ziemlich dicht; dementsprechend ist die Spindel mehr oder weniger deutlich längsgestreift. Ihre Pole sind abgestumpft; die inneren Fasern sind meist deutlicher als die äußeren, jene sind schwach, diese viel stärker gebogen (Taf. 7 Fig. 169, 172, 173, 174, 178—181). Deutlich in möglichster Nachahmung der natürlichen Vorbilder sind diese Strukturen auch in den Fig. 201—206 der Taf. 8 dargestellt.

Diese Spindelsubstanz können wir bei Prüfung der Figg. 214 bis 217, 201—204, 167—169 und der ihnen zugrunde liegenden Präparate wohl mit Sicherheit zum Teil auf aufgelöste Caryosomteile zurückführen. Das Caryosom liefert ohne Zweifel die ganze oder den größten Teil der Spindelsubstanz. Bei dem Verflüssigungsvorgange dieser Substanz wird wohl Kernsaft herangezogen. Wahrscheinlich nimmt am Aufbau der Spindel aber auch Kerngerüstsubstanz aus dem peripheren Ruhekern teil, soweit sie nicht etwa bei der Zusammenfügung der Chromosomen Verwendung gefunden

hat. Hier liegen wohl dieselben Verhältnisse vor, wie sie auch bei den Metazoenkernen angenommen werden müssen.

Die Äquatorialplatte teilt sich in die Tochterplatten; diese beiden gleiten um die sich streckende Caryosomhantel den Polen der Spindel zu (Taf. 7 Fig. 178—179). Die Caryosomhantel erfährt eigenartige Gestaltsänderungen. An den Polen beginnt sie sich zu verdicken. Die Enden schwellen an und spitzen sich fast dreieckig zu (Fig. 178—179). Der mittlere Teil wird dünner, oft in der Mitte eingeschnürt. Für seine weiche, biegsame Beschaffenheit spricht, daß er oft gebogen wird (Fig. 180 u. 182). Es liegt nahe anzunehmen, daß der Spannungsdruck der Kernmembran, welche sich um den Kernsaft spannt, die Biegung der Caryosomhantel veranlaßt. Die Biegung ist konvex nach dem Vorderrande des Körpers, konkav nach hinten, von wo vielleicht durch die Körpervacuole noch ein Druck ausgeübt wird.

Das Mittelstück der Caryosomhantel wird immer dünner und hinfälliger (Fig. 181 u. 182), während an den Polen kuglige Bildungen entstehen. Letztere sind dazu bestimmt, die Caryosome der Tochterkerne zu liefern. Nachdem der Mittelteil der Hantel durchgerissen ist, werden seine Enden in die Polkugeln eingezogen. Zur gleichen Zeit muß sich auch Kernmembran und Spindelblase einschnüren und durchteilen. Denn schließlich treten wieder um die Enden der Caryosomhantel, oft noch während die Spindel sich noch erkennbar zwischen ihnen ausspannt, bläschenförmige Kernräume auf, in denen um die Caryosomhantelenden die Chromosomen sich gruppieren (Fig. 207).

So sahen wir denn in unseren Präparaten den Teilungsapparat von *Polytomella* in zwei verschiedenen Weisen sich darstellen. Ich bin weit entfernt, in diesen beiden Erscheinungsformen der Kernteilungsfiguren zwei bei der gleichen Art vorkommende Typen der Kernteilung zu erblicken, wie das bei anderen Protozoen manche Untersucher, wie ich glaube, vorschnell, getan haben. Ich sehe vielmehr in dem verschiedenen Verhalten den Farbstoffen gegenüber ein Mittel, einen tieferen Einblick in den Mechanismus der Kernteilung zu gewinnen. Meine „Studien am Protoplasma und den Rhizopoden der Foraminiferen“ (DOFLEIN, 1916 a u. b) haben mir erlaubt, im Leben Veränderungen in der Dichtigkeit und Zähflüssigkeit des Protoplasmas zu beobachten. Ich habe gleich damals auf die Möglichkeiten hingewiesen, welche sich aus meinen Beobach-

tungen für die Erklärung der Bewegungserscheinungen an den Kernteilungsspindeln darboten.

Wir konnten nun hier an unserem Objekt beobachten, daß die Kernteilungsspindel aus Substanzen entsteht, die offenbar unter Quellungserscheinungen ihre Dichtigkeit ändern. Sie werden flüssiger und dadurch bewegungsfähiger. Die Bewegung äußert sich durch Längsstreckung der Caryosommasse, und das Bemerkenswerte bei unserem Objekt ist die Tatsache, daß sich die einzelnen Stücke des Caryosoms jeweils selbständig in die Länge zu strecken vermögen und dadurch die polare Anordnung des Kernteilungsbildes bedingen.

Ehe wir weiter auf die Deutung unserer Beobachtungen über die Spindelbildung eingehen, wollen wir den Abschluß der Kernteilung und den Neuaufbau der Tochterkerne verfolgen. Wir hatten oben gesehen, daß im Außenkerne sich aus den peripher gelegenen, stark färbbaren Körnern zehn Gebilde formen, die wir für Chromosomen erklärten. Sie bilden sich, soweit aus den beobachteten Tatsachen erschlossen werden kann, ausschließlich aus Substanzen des Außenkernes.

Wir haben wohl das Recht, diese Gebilde als Chromosomen zu bezeichnen, da sie in jedem Kerne vor der Teilung in konstanter Zahl gebildet werden und in sehr regelmäßiger Weise geteilt und verteilt werden.

Das Verhalten dieser Gebilde und ihre Beziehungen zu den Chromosomen der Äquatorial- und Tochterplatten sind nun nicht ganz leicht zu durchschauen. In der vorläufigen Mitteilung, welche ich über meine Beobachtungen am Kerne von *Polytomella* veröffentlichte (DOFLEIN, 1916, b), gab ich an, daß sich in der Äquatorialplatte fünf Chromosomen finden und führte diese auf die Verschmelzung je zweier der fast stets paarweise zusammen gruppierten „Chromosomen“ zurück. Diese Annahme ist wohl begründet gewesen, da sich bei der Bildung der Tochterplatten immer deutlich zweimal fünf Chromosomen nachweisen ließen.

Die vielen ergänzenden Beobachtungen, die ich seither, vor allem mit der verbesserten Eisenhämatoxylin-Methode, gemacht habe, lassen eine genauere Erörterung meiner Befunde nötig erscheinen. Nicht etwa, daß meine neueren Befunde von denen abwichen, die zur Grundlage meiner vorläufigen Mitteilung dienten; im Gegenteil, meine damaligen Angaben haben sich in allen Punkten bestätigt.

Aber meine neuen Untersuchungen haben viel mannigfaltigere Bilder ergeben, welche vielleicht eine vertieftere Deutung zulassen.

Ich fand selten klare Äquatorialplatten mit fünf Chromosomen; die Zahl von solchen, welche ich bis zu meiner vorläufigen Mitteilung beobachtet hatte, hat sich bei der Durchsicht der vielen seither untersuchten Exemplare nicht erheblich vermehrt. Bilder wie Taf. 6 Fig. 146 habe ich selten zu sehen bekommen. Ebenso waren Bilder selten, in denen vor der Bildung der Spindel im Raume des Außenkernes fünf Chromatingebilde auftraten, wie sie Taf. 2 Fig. 50 und Taf. 8 Fig. 197 zeigen. Tochterplatten mit je fünf Chromosomen jedoch waren regelmäßig zu beobachten (Taf. 3 Fig. 59, 61—63, Taf. 6 Fig. 148, Taf. 8 Fig. 204, 205).

Ich versuchte nun in der sorgfältigsten Weise die Übergänge von der Prophase zur Metaphase zu verfolgen, um dem Entwicklungsgang der Chromosomen auf die Spur zu kommen. Wir haben oben (S. 29) schon gesehen, daß ziemlich im Anfang der Prophase zehn Chromatinkörper aus der Substanz des Außenkernes entstehen. Gar nicht selten sieht man diese als wohl-abgegrenzte, klare Gebilde im Kernraume, noch ehe am Caryosom Zerfalls- oder Verquellungserscheinungen eingetreten sind (Taf. 2 Fig. 34, 44, Taf. 7 Fig. 166, Taf. 8 Fig. 199, 200, 208, 219). Wir haben oben schon daraus den Schluß gezogen, daß dieser Befund auf die Nichtteilnahme des Caryosoms am Aufbau der Chromosomen deutete.

Meist geht aber die Bildung der Chromosomen während des Zerfalls und der Quellung des Caryosoms vor sich. Das sieht man an den Figg. 37, 39, 47, 48, auch 41 u. 42 der Taf. 2 und vor allem an Fig. 167, 168 der Taf. 7 und Fig. 210—212, 214—218 der Taf. 8.

Die Bilder, unter denen die Chromosomen sich darstellen, können außerordentlich verschieden sein. Selten sind während der Verquellung des Caryosoms Zahlen der färbbaren Körner, welche 10 erheblich übersteigen, wie Fig. 193, 194 u. 195. Ich bin der Ansicht, daß solche Bilder in die frühe Prophase gehören, während deren noch die Verschmelzungen der Chromatinkörner stattfinden. Die meisten von ihnen wären dann als noch nicht verschmolzene Chromatinkörner zu deuten. Einzelne von ihnen mögen aber auch Zerfallsprodukte des Caryosoms sein. In manchen Fällen ist eine solche Deutung so gut wie sicher, so in Fig. 40, 41, 42, 46, 48 der Taf. 2 und Fig. 193 u. 211 der Taf. 8.

Meine ursprüngliche Annahme, daß die 10 Chromosomen sich zuerst

bilden und dann in fünf Doppelgebilde verschmelzen. gründete sich auf die Beobachtung, daß nicht selten im Außenkern sich zehn solche fertigen Gebilde finden, ehe am Caryosom auffällige Veränderungen bemerkbar sind. Auch sind dann oft im Außenkern noch Reste der Gerüstsubstanz erkennbar. Bei den Kernen mit fünf chromosomenähnlichen Gebilden pflegt aber das Caryosom stark aufgequollen zu sein, und der Außenkern enthält kaum mehr erkennbare Gerüstsubstanz. Er macht einen sehr „fertigen“ Eindruck. Das zeigen die Figg. 50 u. 197.

Wenn im Kern der Prophase zehn abgesonderte stark färbbare Gebilde vorhanden sind, so können diese verschiedenes Aussehen und verschiedene Gruppierung aufweisen. Meist sind sie kugel- oder stäbchenförmig (Taf. 2 Fig. 34, 37, 44, 47, 48, 49, Taf. 7 Fig. 166, Taf. 8 Fig. 200, 209 usw.). Sie können regellos im Raum des Außenkerns herumliegen (Fig. 42, 46, 190). Aber selbst dann zeigen einige von ihnen die Tendenz, sich paarweise zusammen zu lagern (Taf. 8 Fig. 200, 209, 216, 217). Meist sind aber je zwei von ihnen ganz regelmäßig gepaart (Taf. 2 Fig. 34, 47, 48, Taf. 8 Fig. 200, 210). Dann liegen je zwei glatt umrissene Kugeln in geringerem oder größerem Abstand nebeneinander und bieten einen sehr regelmäßigen Anblick dar (Taf. 2 Fig. 47 u. 48, Taf. 8 Fig. 210, 216).

In solchen Stadien liegen nun oft je zwei der dann etwas längs gestreckten Körper Ende-an-Ende aneinander. Die Umrisse der Gebilde machen dann den Eindruck, als seien beide gerade durch einen Teilungsprozeß auseinander hervorgegangen (Fig. 199, 208, 212, 213). Jede solche Gruppe erinnert an eine Teilungshantel, und man könnte sie bei zentraler Lage für die Centrodosome eines Centriolenpaares halten. Daß eine solche Deutung nicht in Frage kommt, beweist wohl die Tatsache, daß meist mehrere solche Hantelfiguren in einem Kern vorkommen. Daß es sich um einen Teilungsvorgang der Chromatinelemente handeln kann, darauf weist der Befund hin, daß in den zur Teilung schreitenden Kernen fast stets zehn Elemente gefunden werden, in früheren Stadien gelegentlich fünf.

Wie erklärt sich aber dann das Bild der Äquatorial- und der Tochterplatten? Wir beschrieben eben Äquatorialplatten mit fünf Chromosomen, hoben aber deren Seltenheit hervor. Meist sind bei der Lage im Äquator der Spindel die chromosomenähnlichen Gebilde sehr schwer zu zählen. Teils hat dies seinen Grund darin, daß noch reichlich ungelöste, stark färbbare Caryosombrocken und Reste

vorhanden sind (Taf. 3 Fig. 51, 52, Taf. 7 Fig. 169, 170, Taf. 8 Fig. 201—203). Sehr häufig sind die stark färbbaren Gebilde untereinander sehr ungleich in Größe und Form. Dazu bilden sie ein dichtes Bündel und überdecken sich gegenseitig (Fig. 172, 173). Sind sie ungleich groß, so erscheinen manche doppelt so groß wie die anderen (Fig. 174). Beim weiteren Fortschreiten der Teilung sieht man einzelne der Gebilde den anderen bei der Wanderung polwärts vorangehen.

Ja selbst in den wenigen Fällen, in denen fünf Chromosomen in der Äquatorialplatte lagen, waren diese nicht in gleichmäßiger Reihe nebeneinander angeordnet. Es läge die Möglichkeit einer künstlichen Verlagerung durch den Antrocknungsdruck vor. Doch macht der sonstige Eindruck der betreffenden Präparate eine solche Annahme unwahrscheinlich.

Es scheint mir vielmehr aus dem Gesamtbild der Spindeln hervorzugehen, daß die fünf Chromosomen sich zu verschiedenen Zeiten teilen können, bald vor der Spindelbildung, bald während deren Beginn oder weiterem Verlauf. Bald sind alle fünf vor der Spindelbildung geteilt, bald nur einige; bald eilt das eine oder das andere beim Teilungsvorgang in der Spindel voraus.

Daß das Schlußresultat der Mitose eine Teilung der Chromosomen in zwei Gruppen von je fünf darstellt, ist ein weiterer Beweis dafür, daß fünf Einheiten geteilt werden. Die Bilder, welche dies mit aller Klarheit zeigen, finden sich sehr häufig in meinem Material (Taf. 3 Fig. 54, 55, 56, 59, 60, 61, 62, 63, Taf. 6 Fig. 148, Taf. 8 Fig. 204 u. 205). Oft sieht man die fünf Chromosomen sogar nebeneinander in Teilung, so in Fig. 54, 59, 147, 205. Meist aber sind manche schon geteilt, wenn andere noch einen einheitlichen Körper darstellen. Im weiteren Verlauf der Teilung, in der Anaphase, laufen einzelne der Tochterchromosomen auf den Spindeln den anderen weit voran polwärts (Fig. 56, 204).

Aus all diesen Beobachtungen ergibt sich nach meiner Meinung als wahrscheinlichste Deutung der Vorgänge der Prophase und Metaphase folgendes. Das fein verteilte Chromatin der Randzone sammelt sich im Außenkernraum zu größeren Körnern, welche untereinander verschmelzen. So entstehen fünf einheitliche chromosomenähnliche Gebilde. Später kann man in den verschiedensten Stadien zehn solche Gebilde beobachten, vor, während und am Ende von Prophase und Metaphase.

Die einfachste Erklärung der beobachteten Bilder wäre wohl

die Annahme, daß die frühesten Stadien mit zehn Chromosomen schon in der Prophase eingetretene Teilungsstadien der fünf zuerst aufgetretenen fünf Chromosomeneinheiten seien. Und so bin ich schließlich zu der Annahme gelangt, daß es sich um eine zu verschiedenen Zeiten ausgeführte vorzeitige Teilung der fünf Chromosomen in zehn handelt, die nur selten bis in das Stadium der Äquatorialplatte verschoben wird.

Aussehen und Größe der fünf Chromosomen oder der zehn Doppelgebilde im Stadium der Äquatorialplatte kann verschieden sein. Die verschiedene Größe erkläre ich mir durch die verschieden starke Imprägnation mit Eisenhämatoxylin. Bei den anderen Färbungen, so DELAFIELD's Hämatoxylin und GIEMSA, erscheinen sie viel gleichmäßiger. Die Form der Chromosomen ist kuglig bis stabförmig. In der Meta- und Anaphase sind sie wohl meist plump stabförmig und meist in ihrer Substanz so dicht, daß sie sich von allen Bestandteilen des Mastigophorenkörpers am stärksten färben. Sie erscheinen tiefschwarz auf roter Spindel bei Färbung mit Eisenhämatoxylin-Bordeauxrot, rot auf blauer Spindel bei Färbung mit GIEMSA-Lösung (Fig. 136). Bei Färbung mit DELAFIELD's Hämatoxylin erscheint ihre Substanz nicht so homogen wie bei den anderen Färbungen, sondern sie zeigen je eine scharf hervortretende Umrißlinie von dunkelblauer Färbung (Taf. 6 Fig. 146—149).

Oft war es bei beginnender und vollendeter Spindelbildung unmöglich, die Zahl der Chromosomen zu zählen. Sie konnten so übereinander liegen oder von Caryosombrocken verdeckt sein (Taf. 8 Fig. 201—203), daß ein scharfes Trennen der Einheiten unmöglich war. In anderen Fällen gelang es mir nur vier Chromosomen oder vier Paare von solchen zu zählen (Fig. 53, 147). Möglicherweise lag dann das eine unter den anderen verborgen. In der beginnenden Anaphase waren bei der überwiegenden Mehrzahl der Präparate $5 + 5$ Chromosomen mit aller Deutlichkeit zu zählen.

Die Spindelfigur entwickelt sich durch Streckung des von der Membran umgebenen Raumes quer durch das Vorderende der Flagellaten. Sie liegt stets schief im Körper, d. h. mit einem Pol höher als dem anderen, wenn man das Teilungsstadium von der Fläche des Deckglases, also direkt von oben, betrachtet. Da das lebende Tier drehrund ist, so ist diese schiefe Einstellung der Spindel wohl durch eine besondere Anheftungsweise am Deckglas zu erklären. Die Spindelfigur ist anfangs kurz, die Pole noch relativ stumpf, ihr Längsdurchmesser noch wenig länger als derjenige des vergrößerten

Prophasekernes. Doch bald streckt sie sich quer über das ganze Vorderende des Flagellats, von dessen Vorderrand also ihre Achse wie eine Sehne ein bogenförmiges Stück abschneidet (Taf. 3 Fig. 51 bis 55).

Die Spindel gleicht im Grundzuge ihres Aufbaues der Spindel einer Pflanzenzelle. Zwar werden die anfangs stumpfen Pole allmählich auffallend spitz, und es läßt sich gegen sie hin eine zunehmende Verdichtung ihrer Substanz bemerken. Aber an den Polen ist keine Spur eines Centriols oder Centrosoms zu entdecken. Ebenso wenig ist von einer Strahlung im umgebenden Plasma etwas zu beobachten. Körnchen, welche manchmal in der Nähe der Pole liegen, könnten unter Umständen ein Centriol vortäuschen. Ihre häufig exzentrische Lage und die Tatsache, daß die Spindel anfangs ganz breite Pole bildet, macht eine Deutung jener Körnchen als Centriole durchaus unwahrscheinlich. Die Spindel ist im Vergleich mit dem Ruhekern relativ umfangreich; ich führe diese Vergrößerung auf die Aufnahme von Flüssigkeit aus dem Plasma zurück, welche offenbar während des Verquellens und der Auflösung oder Zerdehnung des Caryosoms erfolgt. Offenbar erfolgt, selbst wenn eine Caryosomhantel nicht sichtbar wird, ein Zuströmen von Substanz an die Pole der Teilungsfigur, denn diese färben sich fast stets zunehmend dunkler (Taf. 3 Fig. 52, 54, 55, 57, 63).

Die Kernmembran verschwindet offenbar während des ganzen Teilungsvorganges nicht vollkommen, wenn sie auch sehr dünn wird und nur als feine Grenzlinie der Spindel erkennbar ist. Gegen das Ende der Telophase wird sie wieder deutlicher.

Die Spindelfasern, meist im Bogen ziemlich peripherisch von Pol zu Pol ziehend, sind kräftig und an einzelnen Stellen in ihrer homogenen Substanz verdickt. Besonders deutlich erscheinen sie in kräftiger blauer Färbung bei GIEMSA-Präparaten. Nicht selten erkennt man ein zentrales Bündel von Spindelfasern inmitten des von der Kernmembran umschlossenen Raumes (Fig. 168—173, Taf. 7; Fig. 201—205, Taf. 8).

Die Figg. 52—60 der Taf. 3 und 147—148 der Taf. 6 zeigen bei verschiedenen Färbungsmethoden den Fortgang der Anaphase. Wie schon in der Äquatorialplatte nicht alle Chromosomen immer untereinander gleich groß erscheinen, so erkennt man auch bei Beginn ihrer Teilung Größenverschiedenheiten. Auch läuft der Teilungsvorgang bei den einzelnen Chromosomen verschieden rasch ab. In der Spindel sieht man das eine oder andere der Chromosomen bei der Teilung voraus-

gehen oder zurückbleiben. Am häufigsten war in meinen Präparaten das mittelste der fünf Chromosomen in der Teilung voraus (Fig. 56). Man sieht im Verlaufe der Anaphase die Chromosomen den Polen zustreben, wobei stets die Zahl von fünf in jeder Tochterplatte deutlich erkennbar und zählbar bleibt (Fig. 54, 55, 56, 59, 148). Nur ist manchmal, wie in den Äquatorialplatten, das eine oder das andere Chromosomenpaar verdeckt (vgl. Taf. 6 Fig. 147).

Besondere Spindelfasern, die etwa an Einzelchromosomen ansetzten und ihre Bewegung polwärts vermittelten, sind nicht mit Sicherheit zu unterscheiden. In dem mit alkoholischem Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten hat man immerhin den Eindruck, als käme solches vor (Taf. 8 Fig. 203, 204 u. 205).

Beim Übergang zur Telophase bleiben die die Pole verbindenden Bestandteile der Spindel noch recht lange erhalten, und sie zeichnen sich dann durch kräftige, deutliche Spindelfasern aus (Fig. 59, 64, 206). Wenn eine typische Caryosomhantel sich ausbildet (vgl. S. 33), so nimmt deren Teilung den typischen Verlauf. Ihre Pole verdicken sich kugelig, der Verbindungsstrang wird dünner und reißt schließlich durch (Fig. 179—182). Stets bleibt aber auch in solchen Fällen der Zentralstrang von Spindelfasern umgeben.

Die gegen die Pole wandernden Chromosomen beginnen miteinander zu verkleben und erscheinen im Vergleich zu den vorangehenden Stadien oft auffallend groß und substanzreich (Fig. 64, 149). Sie sind strangförmig. Sie sind nicht mehr immer mit Sicherheit zu zählen. Ihre Färbbarkeit nimmt ab. In anderen Fällen jedoch kugeln sie sich ab, liegen nicht so dicht dem neu entstehenden Caryosom an und sind dann mehr oder minder klar zu zählen (Fig. 179 bis 182, 206 u. 207).

In Präparaten, welche mit wässrigem Hämatoxylin gefärbt sind, ist es oft unmöglich, die Chromosomen in der Telophase von den polaren Anschwellungen der Spindel zu unterscheiden; denn diese nimmt nun gerade an den Polen wiederum an Dichtigkeit und Färbbarkeit zu. Die Spindel beginnt unter erheblicher Streckung in ihrem zentralen Teile stark zu schrumpfen. Sie wird zunächst spitz spindelförmig (Fig. 65), dann zu einem dünnen Strang, dessen zentrale Partien viel stärker färbbar sind als die peripheren (Taf. 3 Fig. 67 u. 68, Taf. 7 Fig. 181 u. 182). Schließlich reißt der Verbindungsstrang durch, und die Tochterkerne rekonstruieren sich (Taf. 3 Fig. 69 u. 70, Taf. 8 Fig. 206 u. 207). Dabei gehen aus den Polen der Spindel resp. der Caryosomhantel die Caryosome hervor. Reste

der Kernmembran blähen sich offenbar wieder auf, Kernsaft bildet zwischen Caryosom und Membran wieder eine Vacuole, an deren Rand nun die Chromosomensubstanz sich wiederum in feinen Körnchen ablagert (Fig. 69). Im weiteren Verlaufe der Rekonstruktion liegt anfangs das Caryosom oft noch längere Zeit exzentrisch (Taf. 3 Fig. 70, Taf. 4 Fig. 73, Taf. 8 Fig. 187 u. 188) im Kernraum. Gar nicht selten findet man in den im noch ungeteilten Körper liegenden Tochterkernen sehr deutliche centriolenähnlich aussehende Centralkörper (Taf. 4 Fig. 74 u. 76) im Innern des Caryosoms. Ob in ihrem Erscheinen ein Abschlußvorgang der Teilung zu erblicken ist oder ob etwa darin ein Anzeichen der Vorbereitung einer neuen Teilung liegt, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Mir scheint aber letztere Annahme nach den sonstigen Erfahrungen bei weitem wahrscheinlicher.

Nach den dargestellten Beobachtungen dürfen wir wohl annehmen, daß die Kernteilung bei *Polytomella* uns tiefere Einblicke in die Kernteilungsvorgänge mancher Protozoen verschafft. Sie vermittelt zwischen den Kernteilungen niederer Protozoen (Mastigophoren und Rhizopoden), bei denen das Caryosom sich stabförmig streckt und hantelförmig durchschnürt, ohne seine Einheitlichkeit aufzugeben, und jenen Formen, bei denen das Caryosom bei der Teilung vollkommen verschwindet. Nach den Erfahrungen an *Polytomella* dürfen wir wohl annehmen, daß auch bei solchen Formen die Spindel aus der verflüssigten Substanz des Caryosoms hervorgeht.

6. Beobachtungen über die Teilung des Geißelapparats.

Die sorgfältig angefertigten Dauerpräparate gestatten uns zu den oben angeführten (S. 10) Beobachtungen über die Verteilung und Vermehrung der Geißeln einige Einzelheiten hinzuzufügen. Zunächst tritt an ihnen mit Deutlichkeit hervor, daß die Geißeln stets zwei zu zwei auf die Tochtertiere verteilt werden (Taf. 7 Fig. 174, 176, 177). Meist tritt die Verteilung der Geißeln in die zwei Gruppen erst nach annähernd (Taf. 3 Fig. 65) oder gänzlich (Taf. 3 Fig. 69) vollendeter Kernteilung ein. Daß letzteres häufig der Fall ist, haben wir oben schon bei Besprechung der zweikernigen Formen erwähnt (S. 12). Zweikernige Formen mit einheitlicher Gruppe von vier Geißeln und vollkommen einheitlichem Körper waren in meinen Kulturen ziemlich häufig (Taf. 4 Fig. 71 u. 72).

Daß das kreuzförmige Rostellum aufs engste mit dem Basal-

apparate der Geißeln zusammenhängt, war aus den Teilungspräparaten zu entnehmen. Es erfolgt offenbar eine Längsstreckung des kreuzförmigen Körpers in der Richtung der einen Lamelle, wobei je zwei Geißeln mit ihrem Basalapparat sich voneinander entfernen (Taf. 4 Fig. 74). Dann ergänzt sich offenbar bei jeder Gruppe der kreuzförmige Körper (Fig. 75 u. 76).

Die Bildung der neuen Geißeln findet nicht durch Spaltung der alten statt, sondern durch Auswachsen vom Basalkörper, wie die Figg. 77, 78 und 79 deutlich zeigen. Außer fast voneinander getrennten zweigeißligen Individuen (Fig. 77) findet man auch häufig freie zweigeißlige Flagellaten (Fig. 82). An beiden Typen sieht man oft die neu sich bildenden Geißeln aus dem Basalkörper als kurze, dicke, stumpfe Fäden hervorwachsen (Fig. 177 u. 182). Erst allmählich erlangen sie die gleiche Länge wie die beiden alten Geißeln (Fig. 180).

Auch die Teilungsstadien der Basalkörper waren bei manchen Individuen zu erkennen. Bald sehen solche spindelförmig aus (Taf. 3 Fig. 69, Taf. 4 Fig. 73), auch gelegentlich hantelförmig (Taf. 3 Fig. 68). Seltener sah man einen stark gefärbten Stab sich zwischen beiden Basalkörnern ausstrecken (Textfig. Bd, S. 8). Offenbar wurde stets die einheitliche Masse des Basalapparats in zwei Teile geteilt, mit welchen je zwei der Geißeln verbunden blieben. Die Tochterbasalkörper zeigten öfter Andeutungen der Zusammensetzung aus zwei Basalkörnern.

Jedenfalls wurden Geißeln niemals geteilt, sondern es bildeten sich, nachdem sie zu zwei und zwei verteilt waren, vom Basalapparat aus die fehlenden Geißeln durch Auswachsen neu. Dabei bildete sich — wohl durch Teilung — aus dem vorhandenen je ein neues Basalkorn.

7. Vergleichende Betrachtungen über die Kernteilung.

Die Kernteilung ist bei Phytomonadinen schon bei einer Reihe von Formen beschrieben worden, so von BLOCHMANN (1894), DANGEARD (1901), v. PROWAZEK (1901, 1903) und G. ENTZ jun. (1913). bei *Polytoma uvella*, von M. HARTMANN (1904) bei *Volvox*, von MERTON (1908) bei *Pleodorina illinoisensis*, von REICHENOW bei *Haematococcus pluvialis* (1910) und schließlich von JAMESON bei seiner *Parapolytoma satura* (1914).

Alle diese Darstellungen sind mehr oder weniger lückenhaft und geben kein vollkommen verständliches Bild des Teilungsvorganges, stimmen aber in gewissen Punkten untereinander und mit

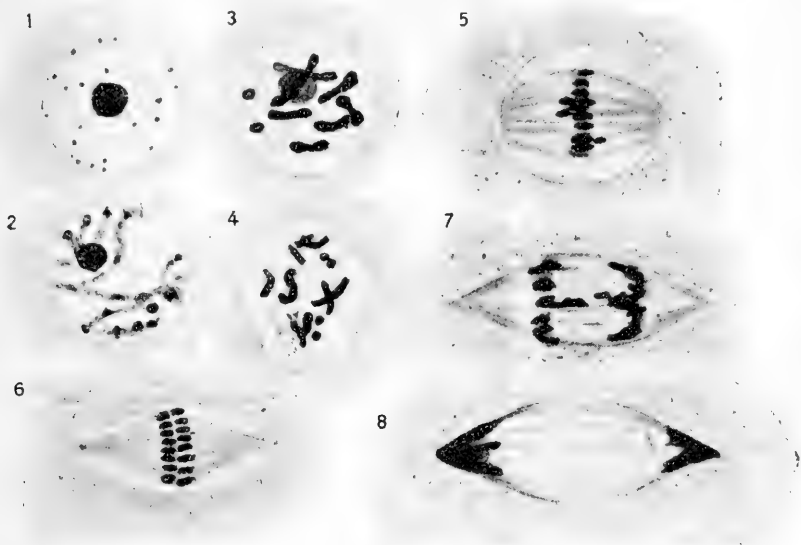
meinen Beobachtungen gut überein. In allen Arbeiten wird die scharfe Abgrenzung, deutliche Erkennbarkeit und Zählbarkeit einer relativ geringen Anzahl von Chromosomen hervorgehoben. Alle beschreiben eine typische Spindelfigur mit deutlichen Spindelfasern. Verschieden sind aber die Angaben über die Beteiligung eines Centriols an der Spindelbildung, über die Zahl und Herkunft der Chromosomen, über Erhaltung oder Verschwinden der Kernmembran und über das Verhalten des Caryosoms.

DANGEARD fand kein Centriol bei *Polytoma*, MERTON keines bei *Pleodorina*. Ebenso vermißten REICHENOW ein solches bei *Haemato-coccus*, JAMESON bei *Parapolytoma satura*. Dagegen beschreiben es HARTMANN für *Volvox*, PROWAZEK und ENTZ für *Polytoma*.

Man fragt sich unwillkürlich, ob dieser Gegensatz der zwei Gruppen von Autoren sich etwa dadurch erklären läßt, daß die erstgenannten ganz verschiedenen Schulen angehören, die letztgenannten einen engeren Zusammenhang haben, indem sie — kurz ausgedrückt — der SCHAUDINN-Schule angehören. Es ist überhaupt ein Problem für sich, woher es kommt, daß speziell bei cytologischen Arbeiten die Autoren einer Schule, oft auch der gleiche Autor von ganz verschiedenen Objekten untereinander sehr ähnliche Bilder veröffentlichen. Das ist eine Frage, die man unter Umständen auch sich selbst vorlegen muß. Sich selbst gegenüber ist man am ehesten in der Lage, einige der psychologischen Grundlagen jener Erfahrung klarzulegen. Zunächst spielt sicher die Anwendung der gleichen Konservierungstechnik, der Färbungs- und Differenzierungsmethoden eine große Rolle. Präparate, welche aus der gleichen Hand kommen, sehen einander oft viel ähnlicher als nach den gleichen Rezepten angefertigte eines anderen Untersuchers. Auch beim Studium der Präparate wird man leicht auf diejenigen größeres Gewicht legen, welche Ergebnisse zu bestätigen scheinen, welche man schon an ähnlichen Objekten gehabt hat, welche man vorausahnt oder auf Grund einer Theorie für wahrscheinlich hält. Um nun diese psychologisch sehr begreiflichen Verführungen unschädlich zu machen, muß man mit dem festen Willen energischer Kritik eine nicht zu geringe Anzahl von Präparaten untersuchen. Speziell bei solchen Präparaten, welche mit unseren komplizierten cytologischen Techniken hergestellt sind, dürfen wir nur aus sehr regelmäßiger Wiederkehr gleicher Bilder auf Gesetzmäßigkeiten schließen.

Für das Centriolproblem liegt nun die Sache zunächst so, daß die weite Verbreitung von Centriolen in den Zellen der Meta-

zoen uns geneigt machen wird, sie in analogen Situationen auch in den Zellkörpern der Protozoen zu erwarten. Dem gegenüber ist aber zu betonen, daß auch bei Metazoen und vor allem in Pflanzenzellen vielfach so intensiv vergeblich nach Centriolen und ähnlichen Gebilden gesucht worden ist, daß wir alles Recht haben, anzunehmen, daß sie in vielen Zelltypen fehlen.



Textfig. F.

Stadien der Kernteilung von *Volvox aureus*. (Vorbereitende Kernteilung zur Gametenbildung.) (Originalabbildungen.)

Infolgedessen wird man sich hüten müssen, wie Centriolen aussehende Gebilde ohne weiteres für solche zu halten. Von einem mit unseren Methoden dargestellten, scharf erkennbaren Körnchen dürfen wir nicht ohne weiteres sagen, es sei ein Centriol, wenn wir nicht durch eine größere Serie von Präparaten klarlegen können, daß es einem Gebilde entspricht, welches die Funktionen eines Centriols erfüllt.

Von den genannten Autoren, welche Centriole bei Phytomonadinen beschrieben haben, ist wohl die genaueste Untersuchung diejenige v. PROWAZEK's (1901). Auch sie ist nicht sehr eingehend, verfolgt aber doch zahlreiche Stadien von *Polytoma*. Aus den sehr kleinen Abbildungen PROWAZEK's erhält man den Eindruck, daß er

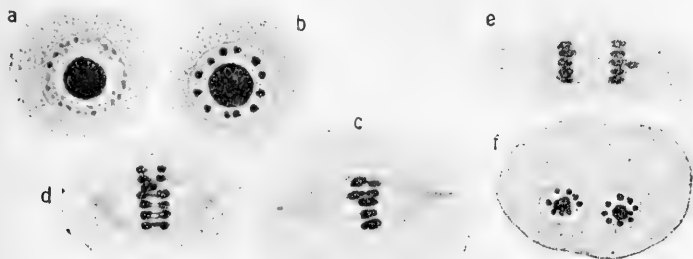
wohl in seinen Schnitten derartige Gebilde gesehen haben muß; man wird sich aber nicht klar darüber, ob nicht Zufälligkeiten im Präparat ihn getäuscht haben. Auch geht aus seinen Angaben nicht hervor, ob er die einzelnen Stadien oft gesehen hat, ob es sich um regelmäßige Erscheinungen handelt und ob er nicht viele Niederschlagsprodukte in seinen Präparaten hatte. Einige eigene Beobachtungen über die Mitose bei dieser Form sind unten angeführt.

HARTMANN'S Angaben sind nur kurze Notizen, nie ausführlicher veröffentlicht, nie durch Abbildungen illustriert. Ich erinnere mich nie, Abbildungen einer Kernteilung bei *Volvox* gesehen zu haben. Ich selbst habe sehr schöne und klare Bilder des Kerns und seiner Teilung, vor allem bei *Volvox aureus*, beobachtet. Ich bilde in Textfig. F einige Stadien ab, welche die große Ähnlichkeit der Vorgänge am Kern von *Volvox* mit denen bei *Polytomella* beweisen. Ich weise besonders auf Textfig. F2, 3 u. 4 hin, welche die sehr bemerkenswerten, bisher meist bei den Protozoonkernen übersehenen Prophasestadien mit der Bildung der Chromosomen zeigen. Textfig. F5, 6, 7 u. 8 sind Spindelstadien. In Textfig. F6 sind kornähnliche Gebilde, welche an Centriole erinnern, an den Spindelpolen zu erkennen. Eine genauere Untersuchung meiner Präparate verspricht interessante Aufschlüsse und wird vielleicht auch zur weiteren Aufklärung meiner Befunde an *Polytomella* beitragen.

G. ENTZ jun. hat seine Untersuchungen in HARTMANN'S Laboratorium ausgeführt. Seine Abbildungen sehen aus, als wären sie nach nicht ganz gut konservierten Präparaten angefertigt. Die Objekte machen den Eindruck, als seien sie beim Konservieren etwas ans Deckglas angetrocknet. Dabei entstehen sehr leicht Kunstprodukte. Nach meinen Erfahrungen lassen sich bei dem gleichen Objekt viel schärfere Bilder erzielen. Zudem bildet er nicht in allen Zellen, in denen solche zu erwarten wären, Centriolen ab. Merkwürdig ist, daß er die Arbeit von PROWAZEK'S (1901) nicht kennt und nicht auf sie hinweist.

Einige meiner Beobachtungen an *Polytoma uvella* seien durch die Textfig. G illustriert. Wie bei *Volvox* tritt uns auch hier eine große Ähnlichkeit mit den Teilungsstadien des *Polytomella*-Kerns entgegen. Vor allem sind wiederum die Prophasestadien sehr ähnlich. Auch hier kommen körnerähnliche Bildungen an den Spindelpolen vor. Sowohl bei dieser Form wie bei *Volvox* liegt die Möglichkeit vor, daß es sich um Verdichtungen in gewissen Teilungsstadien

handelt. Auffallend ist jedenfalls, daß einzelne Stadien der Spindelbildung ganz stumpfe Pole haben (Textfig. Ge). Solches kommt auch bei *Polytoma* und *Polytomella* vor. Da kann man dann keinen Einfluß eines etwa vorhandenen Centriols auf die Spindelbildung erkennen. Auf die Kernteilung der beiden Phytomonadinen *Volvox* und *Polytoma* hoffe ich bei anderer Gelegenheit zurückzukommen.



Textfig. G.

Stadien der Kernteilung von *Polytoma uella*.

Von denjenigen Autoren, welche keine Centriolen und ihnen ähnliche Bildungen beobachteten, hat DANGEARD (1898 u. 1901) mehrere Arten untersucht: *Chlorogonium*, *Phacotus*, *Chlamydomonas*, *Carteria* und *Polytoma*. Nach Angaben anderer Autoren hat er bei keiner Art Centriolen oder Centrosomen gesehen. Leider waren mir seine Originalarbeiten unzugänglich.

Am eingehendsten hat wohl REICHENOW (1909) die Kernteilung bei *Haematococcus pluvialis* untersucht. Er fand auch keine Centriolen, und die Spindeln, die er abbildet, weisen auch nicht auf die Möglichkeit des Vorkommens von solchen hin. Doch war seine Technik nicht speziell auf deren Nachweis gerichtet. Das Gleiche gilt von der Untersuchung MERTON's (1908).

Schließlich sei auf JAMESON's Arbeit (1914) hingewiesen, der mit speziellen Methoden nach Centriolen suchte; er fand auch ihnen ähnliche Bildungen, auf welche er die Basalkörner der Geißeln zurückführt. Aber an den Spindeln suchte er vergeblich nach ihnen und weist die Möglichkeit ihres Vorkommens vollkommen zurück.

Im großen und ganzen kann ich also die Forschungen an verwandten Formen als eine Stütze meiner Beobachtungen anführen. Doch will ich immerhin die Möglichkeit offen lassen, daß durch besondere Umstände in meinem Material mit allen angewandten Me-

thoden etwa dennoch vorhandene Centriolen nicht darstellbar waren. Hat doch BOVERI bei seinen so günstigen Objekten *Ascaris* und Seeigeln gelegentlich Serien gehabt, in denen mit den erprobten Methoden sich Centrosomen und Centriolen gar nicht oder anders als üblich zur Darstellung bringen ließen.

Im übrigen mag wohl der Nachweis der Centriolen kein so wichtiges Problem sein. Sehen wir sie doch bei Metazoen bald vorkommen, bald fehlen. Wir müssen ohnehin sie wohl eher als den Ausdruck wirkender Kräfte auf die lebende Substanz betrachten, als in ihnen die Quelle solcher erblicken. Das Problem der Teilungsbewegung wird durch den Nachweis ihres Vorkommens und Fehlens nicht gefördert.

Man darf wohl kaum einem so kleinen Gebilde eine aktive, ja geradezu mystische Rolle zuschreiben, wie es von manchen Seiten geschieht, wenn es nicht in den angeblich von ihm beherrschten Vorgängen stets an einer typischen Stelle gesetzmäßig auftritt. Daß centriolähnliche Gebilde bei Phytomonadinen vorkommen können, soll nicht geleugnet werden, aber es scheint ihnen bei den Kernteilungsvorgängen keine besondere Rolle zuzufallen.

Eng mit dem Centriolproblem berührt sich das Problem des Caryosoms oder Nucleolus, wie ihn andere Untersucher nennen. Während er bei anderen Protozoen: *Vahlkampfia*, *Trypanosoma*, *Bodo*, *Pyxidicula*, Eugleniden usw., als Einheit während der ganzen Kernteilung erhalten bleibt und sogar die Rolle eines Teilungsapparats des Kerns zu spielen scheint, verschwindet er bei unserem Objekt scheinbar vollkommen während der Hauptphasen der Teilung. REICHENOW hat bei *Haematococcus* sein Verschwinden direkt im Leben beobachtet, und seine Präparate haben ihm die Auflösung des allmählich sich vacuolisierenden „Nucleolus“ bestätigt. Es ist schade, daß REICHENOW bei seinem hierfür offenbar sehr günstigen Objekt nicht die Stadien der Prophase mit verschiedenen Methoden genauer untersucht hat. Vielleicht ist die hohe von ihm gefundene Zahl von Chromosomen (32) zum Teil dadurch bedingt, daß sich unter ihnen durch die Färbung nicht unterschiedene Caryosombestandteile befanden. Vielleicht ist das auch der Grund, warum die verschiedenen Autoren so verschiedene Chromosomenzahlen bei der gleichen Phytomonadenart angaben, so bei *Polytoma uvela* DANGEARD 4 u. 6, ENTZ 4 u. 8. REICHENOW ist nach seinen Beobachtungen und Präparaten zu der Überzeugung gelangt, daß die Chromosomen von *Haematococcus* dem Außenkern entstammen; er

nimmt allerdings an, daß bei ihrer Formung Bestandteile des „Nucleolus“ mitwirken, wie es den Ansichten R. HERTWIG's entspricht. Doch scheinen mir die Phytomonadini nicht sehr geeignete Objekte für die Entscheidung dieser letzteren Frage zu sein, die ich ja auch für *Polytomella* in der Schwebe lassen mußte.

JAMESON nimmt bei *Parapolytoma* Aufbau der Chromosomen unter Beteiligung der Substanz des Caryosoms an. Seine Figuren und seine Schilderung könnten aber geradeso gut für eine Entstehung der Chromosomen aus dem Außenkern unter höchstens sekundärer Beteiligung des Caryosoms sprechen. Ich bin um so mehr geneigt, dies anzunehmen, als seine sonstigen Beobachtungen in mancher Beziehung Berührungspunkte mit den meinigen an *Polytomella* haben.

Jedenfalls ist auch hier nicht nur eine Lösung, eine Verflüssigung des Caryosoms beobachtet, sondern ein Zerfall in größere Trümmer, deren genaueres Schicksal nicht sichergestellt ist, da ihre Verschiedenheit von „chromatischen“ Gebilden nicht in den Bereich der Möglichkeiten gezogen wurde.

JAMESON findet, daß im Kerne von *Parapolytoma* 16—18 färbare Körner entstehen. Diese verschmelzen untereinander zu zweien oder dreien und bilden so die Chromosomen, welche in der Zahl von acht auftreten. Auch bei dieser Form sind sie, wie bei *Polytomella*, sehr deutlich und scharf umrissen. Die sich bildende Spindel ist an den Polen relativ breit, um sich erst später zuzuspitzen. Die sich quer teilenden Chromosomen der Äquatorialplatte sehen denjenigen meiner Form sehr ähnlich, sind aber untereinander viel gleichmäßiger in Größe und Form. Die Spindel hat deutliche Fasern und ist in der deutlich erhaltenen Kernmembran eingeschlossen. JAMESON nimmt an, daß in der Telophase das Caryosom wieder aus den Chromosomen hervorgeht. Ich glaube, man kann aus seinen Figuren fast die selbständige Entstehung des Caryosoms ablesen. Hätte JAMESON eine etwas verfeinerte Technik angewandt und hätte er überhaupt an die Möglichkeit der Verdichtung und Verflüssigung kolloidaler Substanzen gedacht, so wäre er sicher zur gleichen Lösung gekommen wie ich. Doch ist ja bisher die Ableitung der Chromosomen aus dem angeblich „chromatischen“ Caryosom eine etwas unkritische, herkömmlich gewordene Angewohnheit.

Überblicken wir die Ergebnisse der verschiedenen Arbeiten, die wir hier besprochen, im Zusammenhange mit meinen eigenen Beobachtungen, so kommen wir zu einigen klaren, wohl endgültig feststehenden Resultaten.

Zunächst sehen wir, daß die Gruppe der Phytomonadinen offenbar ihren eigenen, wohlumschriebenen Kerntypus hat. Es ist dies ein bläschenförmiger Caryosomkern mit Membran, an der im Außenkerne im Ruhezustande ein Belag von kleinen Körnchen (Chromatin = Chromosomensubstanz) liegt. Er teilt sich innerhalb seiner Membran in einer mitotischen Teilung. Dabei wird das Caryosom meist unter Zerfall in Brocken gelöst. Im Außenkerne entstehen Chromosomen, indem Chromatinkörner verschmelzen. Konstante Chromosomenzahlen von 4 (?), 5 und 8 sind nachgewiesen. Bei der Teilung spielen Centrosomen oder Centriole offenbar keine wesentliche Rolle; sie sind jedenfalls nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

Dieser ganze Kernbau erinnert sehr an denjenigen von Pflanzenzellen, speziell von manchen Algen. Es bleibt die Membran des Kernes bei der Teilung bestehen, Centrosomen fehlen, deutliche Chromosomen in konstanten Zahlen sind vorhanden.

Neben diesen positiven Resultaten eröffnen sich aber speziell aus meinen Ergebnissen theoretische Ausblicke, welche vielleicht für einige spezielle cytologische Probleme Anregungen besonderer Art mit sich bringen könnten. Es sind dies Erwägungen, welche ich mit aller Vorsicht an meine Beobachtungen über die Prophase der Kernteilung knüpfen möchte.

Wie sind wohl jene eigenartigen Veränderungen der färbbaren Substanz des Außenkernes zu beurteilen, welche zur Bildung der Chromosomen führen? Welche Analogien für sie gibt es, womit können wir sie in Beziehung bringen?

Zunächst müssen wir zwischen den Verschmelzungsvorgängen bei der Bildung größerer färbbarer Körner und der Entstehung der Doppelbildungen, die uns hier besonders interessieren, unterscheiden. Erstere sind ja wie in den Prophasen von Kernen der Metazoen und Metaphyten auch bei vielen Protozoen schon beobachtet worden. Beim Übergange vom Ruhezustande zur Prophase sammelt sich die feinverteilte färbbare Substanz zu größeren, dichteren, stärker färbbaren Gebilden an. Auch wenn im Ruhekerne die färbbare Substanz nicht aufs feinste verteilt war, sondern aus größeren Körnern bestand, werden diese dicker und stärker färbbar. Nicht selten hat man den Eindruck, als vereinigten sich mehrere von ihnen und bildeten größere Gebilde. Diese größeren Gebilde verhalten sich bei den anschließenden Teilungsschnitten wie Chromosomen. Ob bei ihrer Formung Bestandteile des Caryosoms als plastisches Material

mitwirken, wie das R. HERTWIG für den größeren Kern von *Actinosphaerium* mit seinen zahlreichen „Nucleolen“ beschreibt, ist bei den kleinen Kernen der übrigen genauer studierten Protozoen bisher nicht nachweisbar gewesen. Solche Bilder, die als Vereinigung mehrerer färbbarer Körner zu einem Chromosom gedeutet werden können, habe ich bei einer Reihe von Protozoen beobachtet, ALEXEJEFF (1911) hat sie bei *Chilomonas* beschrieben, JAMESON (1914) bei *Parapolytoma*.

Die Beobachtungen, welche ich an den Prophasen von *Polytomella* gemacht habe, sind nicht ganz leicht zu deuten. Hier ist zunächst nach Bildung der mit Chromosomen vergleichbaren zehn größeren färbbaren Gebilde eine Gruppierung von je zweien von ihnen zu beobachten. Diese fünf Paare gehen in die Äquatorialplatte über. Manchmal treten aber nur fünf Körper von doppelter Größe der einzelnen Doppelkörner auf. Es ist nun fraglich, welche dieser Bildungen zeitlich vorangehen. Entstehen zuerst Doppelkörner, die später verschmelzen, oder sind die zehn Doppelkörner das Resultat einer Teilung der fünf Chromosomen?

Im ersteren Falle würde es sich um eine Paarung von je zwei Halbchromosomen handeln, welche früher schon sich individuell ausgebildet hatten, etwa aus der Telophase der vorangegangenen Teilung herrührten. Entspricht die zweite Annahme der Wirklichkeit, so handelt es sich um eine Teilung von fünf Chromosomen im Verlaufe der Prophase und Metaphase, die sich zeitlich verschieben kann, indem alle fünf Chromosomen oder einzelne von ihnen sich früher oder später teilen.

Die Form der Körperchen und ihre Kleinheit erschwert die Deutung. Zudem muß die Aneinanderreihung der Stadien immer bis zu einem gewissen Grade willkürlich bleiben, und das um so mehr, als die begleitenden Vorgänge, wie Zerfall des Caryosoms und Bildung der Spindel, nicht ganz parallel verlaufen.

Ähnliche Vorgänge sind in letzter Zeit mehrfach beobachtet. So habe ich bei *Rhizochrysis* in der Prophase den Kern in einzelnen Fällen von färbbaren Körnerpaaren erfüllt gefunden. Dort war mein Material zu spärlich, um die Sache weiter zu verfolgen. Während ich mit der vorliegenden Untersuchung schon fast zum Abschluß gelangt war, erhielt ich eine Arbeit von KOFOID u. SWEZY (1915), welche bei verschiedenen Arten von *Trichomonas* und *Eutrichomastix* sehr deutliche Chromosomen beschrieben. Sie geben an, daß bei Formen mit fünf Chromosomen in der Äquatorialplatte (wie z. B. bei

Trichomonas angusta) in der Prophase fünf Paare von chromosomenähnlichen färbbaren Gebilden auftreten. Sie nehmen an, daß es sich um eine vorzeitig angebahnte Teilung der Chromosomen handle, welche wieder unsichtbar werde, um erst nach Bildung der Äquatorialplatte definitiv durchgeführt zu werden.

Ähnliche Vorgänge, zum Teil unter Bildern, welche direkt an Vorgänge in Zellen von Metazoen und besonders Metaphyten erinnern, hat mein Schüler B. TSCHENZOFF vor kurzem bei *Euglena viridis* beschrieben. Bei dieser Form, deren Chromosomen lang und bandförmig sind, tritt in der Metaphase ein Längsspalt auf, welcher zur Trennung der beiden Teilhälften beim Fortschreiten zur Anaphase führt. Genauer ausgedrückt: es tritt in die Metaphase jedes Chromosom als Doppelbildung ein. Jede der Teilhälften, im weiteren Verlaufe der Kernteilung einem der Tochterkerne zugeführt, bildet vor Eintritt in den Ruhekern in der Telophase einen neuen Längsspalt aus. TSCHENZOFF hat sich in Übereinstimmung mit den Untersuchungen von DEHORNE (1911a u. b) an *Allium*, *Salamandra* und *Sabellaria* entschlossen, den Längsspalt in der Telophase als eine verfrühte Teilung der Chromosomen zu deuten, welche während des Ruhestadiums aufrecht erhalten wird. Die beiden zusammengehörigen Spalthälften würden sich in der nächsten Prophase wieder bilden und in der Metaphase aneinander lagern (paaren), um erst in der neuen Metaphase getrennt zu werden. Er nimmt an: „bei *Euglena viridis* tritt die Spaltung der Chromosomen in der Anaphase oder Telophase der vorherigen Teilung auf. Die gespaltenen Chromosomen bewahren ihre Individualität durch den Ruhekern hindurch bis zur Metaphase, wo sie paarweise sich lagern und dann auseinander wandern.“ In seinen Bildern glaubte er auch Anhaltspunkte dafür zu finden, daß die in der Metaphase auseinanderrückenden Chromosomengebilde jeweils aus einem der in der Telophase durch Spaltung gebildeten Paare hervorgegangen sind. Bei verschiedener Länge der Chromosomen fand er in einigen Fällen ganz deutlich jeweils gleichgroße gepaart. Das könnte ja vielleicht auch anders gedeutet werden; seine Gedankengänge verdienen immerhin im Zusammenhange mit denjenigen DEHORNE's volle Berücksichtigung.

Meine Befunde an *Polytomella*, auch jene erwähnten Angaben von KOFOID u. SWEZY bei *Trichomonas*, machen durchaus den Eindruck einer Bestätigung jener Befunde meines Schülers. Man könnte wohl die von mir beobachteten Bilder als den Wieder-

aufbau und die Paarung von Individualitäten deuten, welche erst in der folgenden Metaphase voneinander definitiv getrennt werden.

Ein sicherer Nachweis der Spaltung der Chromosomen in der Ana- oder Telophase derjenigen Teilung, welche der Teilung mit definitiver Trennung der Spalthälften vorausgeht, konnte bei *Polytomella* aber nicht erbracht werden. Immerhin weise ich nachdrücklich auf die Stadien der Telophase hin, in denen längsgestreifte Chromosomen sichtbar sind; diese Längsstreifung könnte vielleicht auf einen Längsspalt zurückgeführt werden. Auch sieht man in den neu sich bildenden Tochterkernen bald eine höhere Zahl von färbaren Körnern als fünf. Das könnte auf eine Spaltung der fünf Chromosomen in zehn zurückzuführen sein. Allerdings kann es sich auch um Auflösung der Chromosomen in die Chromatinkörner des Ruhestadiums handeln.

Bei genauer Prüfung aller meiner Präparate und Zeichnungen komme ich schließlich doch zu dem Ergebnis, daß es sich bei *Polytomella* um eine verfrühte Teilung der Chromosomen handelt, deren Normalzahl fünf ist. Je fünf lassen sich ja mit großer Regelmäßigkeit in den Anaphasen nachweisen. Es scheint mir doch am wahrscheinlichsten, daß in der Prophase zunächst fünf Chromosomen gebildet werden, welche sich zu verschiedenen Zeiten teilen. Meist sind sie schon früh in der Prophase geteilt, in anderen Fällen kurz vor der Bildung der Spindel. Manchmal findet auch die Teilung erst in der Metaphase statt (Fig. 54, 55, 56, 59, 300). Auch dann können die einzelnen Chromosomen noch in verschiedenem Tempo sich teilen. Auf jeden Fall ist die Normalzahl der Chromosomen fünf, und ihre Teilung liefert zehn Tochterchromosomen.

Bei der Kleinheit des Objekts ist es sehr schwer zu entscheiden, ob Teilungen oder Verschmelzungen vorkommen. Ich hielt es daher für richtig, alle Möglichkeiten zu erörtern, zumal die Untersuchungen von TSCHENZOFF und KOFOID u. SWEZY auf die zweite Möglichkeit der Teilung in der Ana- oder Telophase und die Rekonstruktion von Doppelchromosomen hinweisen.

Im übrigen ist vielleicht auf den Unterschied nicht allzu großer Wert zu legen. Auf alle Fälle handelt es sich um vorzeitige Spaltung der Chromosomen, wobei der Zeitpunkt der Zweiteilung verschiebbar ist. Ob dabei noch nachträgliche Verschmelzungen vorkommen, ist nicht sicher zu entscheiden.

Man könnte unter Umständen auch daran denken, daß die Bildung der Doppelchromosomen einen Hinweis auf das Vorkommen

geschlechtlicher Vorgänge im Entwicklungszyklus von *Polytomella* bedeute. Solche Vorgänge sind bei den Verwandtschaftsverhältnissen der Art sehr wohl möglich. Wir haben aber schon betont, daß alles Suchen nach Copulationsprozessen bisher vergeblich war. Es ist also müßig, die Doppelchromosomen mit solchen Vorgängen in Zusammenhang zu bringen.

Die Art der Spaltung der Chromosomen scheint mir aber sehr dafür zu sprechen, daß diese die Teilungskräfte selbst in sich tragen und daß ihre Teilung nicht etwa von einer mechanischen Leistung von Bestandteilen der Spindel abhängig ist. Der Zug von Spindelfasern scheint keine Rolle zu spielen; die Chromosomen teilen sich autonom, und nur ihre Wanderung zu den Polen der Spindel ist durch die Spindelfasern, welche ihnen wohl als Gleitbahnen dienen, vorgezeichnet.

Schließlich sei noch in Kürze auf die Deutung der Vorgänge hingewiesen, welche zur Umwandlung des Caryosoms in die Spindel führen. Wir sahen, daß alle Beobachtungen auf Quellungsvorgänge hinweisen. Das stimmt gut mit Erfahrungen bei anderen Organismen überein.

8. Bildung und Bau der Cysten.

Als ich schon in der Hauptsache mit der Untersuchung von *Polytomella* fertig zu sein glaubte und aus Mangel an Material auf noch weitergehende Erforschung der Art verzichtet hatte, gelang es mir, aus den eingetrockneten Cysten neue Kulturen zu züchten und an ihnen eine Reihe interessanter Vorgänge zu beobachten. Aus einigen meiner Beobachtungen ergeben sich vielleicht auch Erklärungen für die von meinen Befunden abweichenden Angaben ARAGAO's über Biologie und Ernährung der Art.

Wir haben oben gesehen, daß echte Stärke die lebenskräftigen, energisch sich vermehrenden Individuen einer Kultur erfüllt. Ich habe sofort nach der Prüfung mit Iodreaktion naturgetreue Abbildungen der untersuchten Individuen angefertigt, aus denen hervorgeht, daß die beobachteten Körner nichts anderes sein können als Stärke. Unmittelbar nach Iodzusatz nehmen die Plättchen eine zuerst hellblaue Farbe an, die bald dunkler violettblau wird (Taf. 1 Fig. 22—26) und sich schließlich so verstärken kann, daß die einzelnen Körner schwarzblau werden. Das war im Anfang meiner Untersuchungen bei allen Individuen der Fall, nur enthielten manche nur wenig Stärkekörner (Fig. 22 u. 25), während andere von ihnen

geradezu vollgepfropft waren (Fig. 23, vgl. auch Fig. 1 u. 4). Da letzteres gerade bei den zur Encystierung sich anschickenden Exemplaren der Fall war (Fig. 4), so versteht sich von selbst, daß frisch gebildete Cysten nach Iodzusatz eine lebhaft, oft sehr dunkle Blaufärbung zeigten (Taf. 6 Fig. 153). Ebenso klar war die dunkelblaue Färbung nach Zusatz von wässriger oder alkoholischer Iod-Iodkalilösung. Auch bei Versuchen, welche ich zur Prüfung der Zellmembran auf ihren etwaigen Cellulosegehalt mit Iod und Schwefelsäure und mit Chlorzinkiod unternahm, färbten sich die Körnchen schwarzblau (Fig. 151, 152).

Es ist also kein Zweifel, daß die frischen, kräftigen Individuen meiner ersten Kulturen Stärke enthielten, welche in die Cysten von ihnen übernommen wurde. Hervorzuheben ist, daß die Menge von Stärke bei den verschiedenen Individuen stark schwankte, daß manche kaum einige Körnchen enthielten und daß offenbar gerade bei den Hungerformen die Stärke von den Reservematerialien zuerst aufgezehrt wurde. Neben der Stärke waren in jenen Individuen noch eine Anzahl weiterer Inhaltskörper im Plasma enthalten, von denen ich zunächst die Fetttropfen hervorhebe (vgl. Fig. 233 Taf. 9). Ferner spielt bei ihnen auch Volutin als Reservestoff eine Rolle. Bei den mit DELAFIELD'S Hämatoxylin gefärbten Präparaten sind im Protoplasma große Körner und Klumpen enthalten, welche z. T. über den Umriss des Körpers hervortreten (Taf. 6 Fig. 146—149). Ähnliche Gebilde waren bei GIEMSA-Färbung zu erkennen (Fig. 134 u. 136).⁶ Ebenso waren sie bei Triacidfärbung sehr deutlich (Fig. 142). Nach meinen späteren Versuchen (S. 92) ist kein Zweifel, daß sie aus Volutin bestehen.

Die im 11. Kapitel geschilderten Versuche zeigen, daß Volutin thatsächlich in den Vorcystenstadien wie in den Nachcystenstadien in großer Menge vorhanden sein kann.

Die abgekugelten Individuen, welche sich zur Cystenbildung anschicken, sitzen entweder an irgendeinem festen Gegenstand oder sind in der Kahlhaut der Kultur eingefügt. Offenbar haften sie an ihrer Umgebung. Es scheint, daß eine feine, durchsichtige Hülle, ein Gallertmantel, die Anheftung an die Umgebung vermittelt. Man kann wenigstens in späteren Stadien noch vielfach die Spuren eines solchen „Schleiers“, wie er bei der Cystenbildung mancher Protozoen auftritt, noch wahrnehmen. Ganz regelmäßig ist er nicht nachzuweisen. Immerhin habe ich ihn oft bei frischen und frisch konservierten Cysten gesehen. Dieser Schleier kann breiter oder

schmäler sein (vgl. Taf. 5 Fig. 94—98). Er ist sehr durchsichtig. An seinem Außenrand haften oft Bakterien und andere Fremdkörper, welche seine äußere Begrenzung zu erkennen erlauben (Taf. 5 Fig. 94—97). Bei Zusatz von Reagentien wird der Schleier deutlicher. So zeigt sich nach Iodzusatz an seinem Rand eine feine Fältelung (Fig. 99). In solchen Präparaten erkennt man auch oft, daß der Schleier aus konzentrischen Schichten besteht, welche sich ineinander schachteln (Taf. 5 Fig. 100 u. 101). Offenbar ist die schichtenweise Anordnung dieser äußersten Hülle der Cyste eine Folge davon, daß ihre Abscheidung in Intervallen erfolgt. Ich hatte den Eindruck, als ob ihre Bildung das erste Anzeichen der Cystenbildung darstelle; denn nicht selten sah ich noch nicht vollkommen abgekugelte, jedenfalls noch einer eigentlichen Cystenhülle entbehrende Polytomellen von ihr umgeben. Ihre äußere Lage macht es ja ohnehin wahrscheinlich, daß sie zuerst entsteht, jedenfalls gebildet sein muß, ehe die feste Cystenhülle abgeschieden wird. Ich habe keinen Anhaltspunkt dafür, daß sie etwa ein Quellungsprodukt der äußersten Schichten der festen Cystenhülle wäre, was ja auch denkbar ist. Doch muß ich hervorheben, daß ich den Schleier in vielen Fällen vermißte; frisch abgekugelte Individuen waren oft vollkommen hüllenlos. Auch an alten Cysten bildete oft die Ectocyste die äußerste Lage, und auch nach dem Aufweichen in Wasser war außerhalb oft keine weitere Schicht zu erkennen. Ich habe den Eindruck gewonnen, daß bei der Cystenbildung eine große Anzahl ganz dünner Lamellen ausgeschieden wird und daß je nach inneren und äußeren Verhältnissen sich die dichteren Hüllen an verschiedenen Stellen, weiter innen oder außen, zwischen diesen vielen Lagen abscheiden können.

Die äußersten und zartesten dieser Schichten würden den „Schleier“ bilden, der aber auch fehlen könnte.

Um den abgekugelten Körper des Individuums, diesem eng anliegend, scheidet sich die harte, eigentliche Cystenwand ab. Das Plasma liegt dicht an der Cystenwand, welche selbst doppelt konturiert ist. Im Anfang ist sie klar und durchsichtig, fast farblos, im Verlauf der Erhärtung wird sie oft gelb oder gar braun (vgl. Fig. 223—226, 235—237).

Bei konservierten und gefärbten Cysten erkennt man immerhin einen klaren, ungefärbten Raum zwischen der Cystenwand und dem Plasmahalt. Dieser ist bei älteren Cysten, die länger im Wasser liegen, deutlicher (Fig. 97, 98, 236 u. 237). An lebenden Cysten

läßt sich verfolgen, daß diese Zwischenschicht allmählich während des Alterns der Cysten dicker wird. Bei ungefärbten, mit Reagentien, z. B. Iodlösung, behandelten Cysten erkennt man bisweilen eine dichtere Substanz in dieser Schicht. Ja unter Umständen kann man in ihr eine parallele Streifung erkennen, welche ihren Aufbau aus mehreren Lagen andeutet (Fig. 100 u. 101).

Wir erkennen daraus, was durch spätere Vorgänge an der Cyste mit aller Sicherheit bestätigt wird, daß das lebende Protoplasma in der Cyste von dreierlei Hüllen umgeben wird. Es sind diese:

1. der Schleier (der auch fehlen kann),
2. die Außencyste (Ectocyste),
3. die Innencyste (Entocyste).

Der Schleier ist hinfällig und oft an ausgetrockneten Cysten nicht mehr erhalten oder doch zerrissen und zum Teil abgefallen; doch kann er sich auch vollkommen erhalten. Die Außencyste ist wohl der für den Schutz gegen Austrocknung wichtigste Bestandteil der Cyste. Sie ist vollkommen kugelig, durch zwei scharfe Grenzlinien umgeben und besteht offenbar aus einer ganz homogenen Substanz. Sie ist stark lichtbrechend, weiß oder gelblich gefärbt. Infolge ihrer Festigkeit wird meist in ausgetrocknetem Zustand die Kugelgestalt der Cyste beibehalten. Immerhin kann die Außencyste sich fälteln und schrumpfen. Sie bekommt dann eine eigenartig höckerige Oberfläche (Taf. 5 Fig. 100 u. 101).

In allen Teilen der Umhüllung des encystierten Mastigophors konnte man eine Zusammensetzung aus vielen konzentrischen, feinsten Schichten erkennen. Diese waren manchmal deutlicher, manchmal vollkommen unerkennbar. Dann traten sie manchmal nach Reagentienzusatz deutlicher hervor. Wie ich das auch bei anderen Protozoencysten beobachtet habe, sind also auch bei *Polytomella* die Cystenhüllen aus einer großen Anzahl nacheinander in der Reihenfolge von außen nach innen gebildeter feinsten Häute zusammengesetzt. Sie alle sind ein Erzeugnis des Ectoplasmas. Ich konnte in manchen Fällen 20—30 solche feinste konzentrische Konturen erkennen (vgl. Fig. 101, 102, ferner Taf. 9 Fig. 237, 239). In anderen Fällen sahen die Hüllen ganz homogen und gleichmäßig aus (Fig. 236 Taf. 9).

Ich maß bei Cysten verschiedenen Alters ganz verschiedene Maße des Gesamtdurchmessers und der Hüllen. Im allgemeinen schwanken die Durchmesser der Cysten zwischen 12—15, höchstens

20 μ , sehr selten nur 10 μ , in einzelnen Fällen 6,5 μ , 7 μ , 8 μ . Ovale und Doppelcysten maßen 16:6,5 μ , an der dünnsten Stelle der Einschnürung 5 μ . Die Dicke der Außencyste, zwischen den beiden Umrißlinien gemessen, betrug stets etwa $\frac{1}{2}$ μ ; die Innencyste war jedoch bei wieder ins Wasser gebrachten Cysten erheblich dicker und maß durchschnittlich 2 μ .

Über die chemische Zusammensetzung der Cystenhüllen kann ich nichts bestimmtes aussagen. Meine Versuche ergaben noch keine positiven Ergebnisse. Jedenfalls bestehen sie nicht aus Cellulose.

Untersuchte man konservierte Cysten nach erfolgter Färbung im Canadabalsam, so bekam man ein sehr gleichmäßiges Bild zu sehen. Die ganzen Hüllschichten erschienen als eine glatte Umrißlinie, welche nur wenig vom Plasmaleib abstand. Das Plasma selbst war grob vacuolisiert (Taf. 4 Fig. 86). War als Fixierungsflüssigkeit Osmium oder FLEMMING'sche Flüssigkeit angewandt worden, so fanden sich in den Maschenwänden schwarz gefärbte Körner (Fig. 86). Die Maschen selbst waren leer, denn die starken Körner und Tropfen, welche in der lebenden Cyste sichtbar gewesen waren sind aufgelöst.

Fast alle kurze Zeit nach der Cystenbildung präparierten Cysten waren einkernig. Ihr Kern befand sich in einem ausgesprochenen Ruhezustand. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin und Bordeauxrot zeigte er bei der gewöhnlich von mir angewandten Differenzierung ein tiefschwarzes Caryosom und im hellgefärbten Außerkern einen Kreis stark rot gefärbter, wandständiger Körner, die wir nach unseren sonstigen Erfahrungen wohl als Chromatinkörner bezeichnen dürfen.

Während gewöhnlich die Cysten in Form und Größe sehr gleichmäßig ausgebildet waren, indem sie alle Kugeln von annähernd demselben Durchmesser darstellten, kam es in Kulturen mit sehr großem Individuenreichtum zur Bildung von vielen besonderen Cystenformen. In solchen Kulturen encystieren sich viele Individuen während des scheinbar besten Gedeihens der Flagellaten. Meist in der Kahmhaut der Infusion liegen sie in großen Mengen, während in den Schichten darunter die freien Individuen sich noch massenhaft herumtummeln.

Die Cysten, die sich dann bilden, sind mit Reserveprodukten, vor allem Stärke, dicht erfüllt (Taf. 9 Fig. 236, 237, 239). Viele von ihnen sind im Querschnitt nicht regelmäßig kreisförmig, manche

sogar ausgesprochen ovoid (Fig. 240). Ja daneben finden sich nicht wenige, die biskuitförmig sind (Fig. 238). Was die abnormen Formen veranlaßt, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden, doch ist es möglich, daß die dichte Zusammendrängung der zahlreichen zur Cystenbildung schreitenden Individuen auf engem Raum einen Teil der Ursachen bildet. Doch wenn das den Ausschlag gäbe, müßten mehr eckig gegeneinander abgeplattete Cysten vorkommen, die etwa wie die Zellen eines Plattenepithels polygonal sich aneinanderschmiegen. Möglicherweise kommen Spanningskräfte der Wasseroberfläche in Frage.

Die biskuitförmigen Stadien haben meist annähernd den doppelten Umfang normaler Cysten. Sie machen fast den Eindruck zweier miteinander verschmolzener Cysten. Manche von ihnen sind auch wohl sicher aus zwei dicht nebeneinander liegenden, zur Encystierung sich anschickenden *Polytomellen* entstanden. Man muß wohl annehmen, daß, als sie entstanden, die Körpermasse der zwei Individuen schon recht zähflüssig war, da sonst eine große, zweikernige kuglige Cyste sich hätte noch bilden müssen. Der Ursprung aus zwei Individuen wird dadurch sehr wahrscheinlich, daß in solchen Cysten vielfach zwei Kerne sich durch Färbung nachweisen lassen (Fig. 244). Daß die Gestalt der Cysten aber auch durch andere Kräfte abgerundet sein kann, beweisen die vielen einkernigen Cysten, welche alle möglichen Übergänge von ovoiden (Fig. 231, 241) zu biskuitförmigen Gebilden (Fig. 242) darstellen, dabei aber doch wohl nur aus einem Individuum hervorgegangen sind. Ihr einziger Kern ist nicht so groß, daß er etwa auf Verschmelzung zweier Kernindividuen zurückgeführt werden könnte (Fig. 242).

Auf eine andere Entstehungsmöglichkeit der zweikernigen Doppelcysten sei hier noch hingewiesen. In den Infusionen und Kulturen, in denen bei bester, ja hypertrophischer Ernährung die vielen abgeänderten Cysten entstanden, fand intensivste Fortpflanzung statt. Es ist also nicht ganz ausgeschlossen, daß in der Teilung begriffene und deren Abschluß nahe Individuen in den Cystenzustand übergehen. Ich habe das nicht direkt beobachtet, halte es aber nach dem Aussehen mancher Cysten für möglich.

Aus solchen Doppelcysten werden wohl sicher zwei Individuen auskriechen. Wir werden weiter unten von meiner direkten Beobachtung des Auskriechens von zwei Individuen aus einer Cyste hören (S. 73). Dort wird auch erörtert werden, ob alle diese aus

einer Cyste schlüpfenden Individuenpaare auf Doppelcysten oder ob sie z. T. auf eine Teilung im Innern einer Einzelcyste zurückzuführen sind.

Zu den kurzen früher gegebenen Bemerkungen über die Cystenbildungen seien noch folgende Ergänzungen hinzugefügt. Wir haben gesehen, daß die sich abkugelnden Individuen meist viel Stärke und relativ wenig Fett als Stoffwechselprodukte enthalten. Wenn sie sich abkugeln, sind Geißeln und Stigma noch deutlich erkennbar (Fig. 222). Zuerst scheint das Rostellum zu verschwinden, dann werden die Geißeln wohl eingezogen. An so weit abgeänderten Individuen erkennt man noch deutlich das Stigma. Es liegt ganz oberflächlich, meist am Rand. Seine Gestalt ist verändert, die Schüsselform nicht mehr deutlich, bald sieht es wie ein kugliger Tropfen aus (Taf. 9 Fig. 223, 224, 225). Wenn die Ectocyste gebildet ist, sieht man es eine Zeitlang noch ganz deutlich; dann verschwindet es und in den fertigen Cysten ist es nicht mehr nachweisbar.

In den Cysten sind Stärkekörner und Fetttropfen deutlich zu erkennen; sie werden immer enger zusammengedrängt und nehmen oft eine sehr regelmäßige Anordnung im Innern der Cyste an (Fig. 225 u. 235).

Beim Trocknen treten die Schichten des Schleiers deutlich hervor, mit denen die Cyste an der Umgebung anklebt. Bei längere Zeit trocken liegenden Cysten ist diese Schleierregion besonders deutlich, wenn man die Cysten in trockenem Zustand untersucht. Er umgibt dann in der Art, wie es die Figg. 95, 96 u. 97 der Taf. 5 zeigen, die Cyste, die meist rein weiß, manchmal gelblich bis bräunlich aussieht. Die starke Lichtbrechung verhindert, daß man von dem Inhalt der Cyste etwas erkennt. Jede Cyste macht im Trockenpräparat den Eindruck einer stark lichtbrechenden Kugel.

Bei Zusatz von Wasser tritt der Inhalt deutlich hervor. Er ist dann oft stark geschrumpft und erfüllt nicht immer ganz das Innere des Cystenraumes. Unter den vielen Cysten, die in der Regel beieinander liegen, gibt es vielerlei Unterschiede. Bei manchen füllt der Inhalt das Cysteninnere fast vollkommen aus, bei anderen ist er nur wenig von der Cystenwand zurückgezogen und hat dann fast polygonale Umrisse; die meisten Cysten haben einen kugligen Inhalt, der bald weniger, bald stärker zusammengezogen ist. Zahlreich sind manchmal die Cysten mit zwei Inhaltskörpern.

Trotz der Klarheit des Umrisses lassen sich bei den ausge-

trockneten frisch benetzten Cysten im Plasma nur schwache Granulationen erkennen; der Cysteninhalt ist sehr stark lichtbrechend und hebt sich scharf ab. Stärke. Fett und Vacuolen sind im Innern nicht erkennbar (vgl. Fig. 227).

Sofort nach dem Einsetzen ins Wasser sind Sprünge, Risse und Falten an den äußeren Hüllschichten zu erkennen. Die Ectocyste selbst scheint aber stets unbeschädigt zu sein.

Alle Cysten sind weißgrau und fast farblos in ihrem Innern.

Bei diesen trocknen Cysten sieht man weder im trocknen noch im frisch benetzten Zustand etwas von der Entocyste, auch sind, wie schon erwähnt, keine Inhaltskörper im Protoplasma zu erkennen.

Ganz anders sehen Cysten aus, welche ohne einzutrocknen nach ihrer Bildung im Wasser liegen blieben und dort wochen- oder monatelang lagen. In ihnen ist deutlich im Innern eine breite Entocystenhülle zu sehen, auch kann man ohne weiteres im Protoplasma die Stärkekörner erkennen. Sie sehen so aus, wie Trockencysten, die einige Zeit der Benetzung ausgesetzt wurden (Fig. 237).

Aber auch bei ihnen sind Veränderungen über diesen Punkt hinaus nicht wahrzunehmen. Sie müssen erst austrocknen, ehe weitere Vorgänge in ihnen ablaufen, welche zu ihrer Keimung führen. Waren seit Entstehung der Cysten einige Tage verstrichen, so wurde noch in der Flüssigkeit die Ectocyste sehr dicht und hart. Farbstoffe und andere Reagentien drangen schwer ein. Vor allem galt dies von den zur Stärkereaktion gebräuchlichen Iodgemischen. Solange die Ectocyste noch nicht ausgebildet und auch wenn sie schon vorhanden, aber noch nicht erhärtet war, gelang die Iodfärbung der Stärkekörner noch fast in allen Fällen. Dabei ließ sich feststellen, daß manche Cysten viel, andere wenig, sehr wenig oder fast gar keine Stärke enthielten. Bei späteren Versuchen ließ sich nachweisen, daß Individuen, welche sich encystierten, während ihre Nährlösung noch genügend geeignete Substanzen enthielt, sich in stärkegefülltem Zustand mit der Cyste umschlossen. Exemplare aus Hungerkulturen waren in den Cysten sehr arm an oder frei von Stärke.

Auch wenn die Cysten alt, hart und für Farbstoffe undurchlässig waren, ließ sich das Vorhandensein der Stärke noch nach Wochen und Monaten, selbst nach langem Austrocknen nachweisen, wenn ich die Cysten in Iodiodkali zerdrückte. Dann traten dunkelblau

bis schwärzlich gefärbte Stärkekörner aus den platzenden Hüllen hervor.

Auch andere Granula, Körner und Tropfen ließen sich im Cystenplasma erkennen: Fettropfen und Körner, die aus Volutin bestanden.

Fertige Cysten, welche an Deckgläschen fixiert waren, ließen sich mit Sublimat abtöten und färbten sich dann meist ganz regelrecht mit den üblichen Farbstoffen. Doch verhielten sich dabei die einzelnen Cysten verschieden. Während die einen sich sehr gut färbten und deutliche, klare Bilder von Plasmastruktur und Kernbau ergaben, lieferten andere sehr mäßige Präparate. Ja in anderen Fällen drang offenbar von allen angewandten Mitteln keine Spur ein, und selbst nach langem Aufenthalt in absolutem Alkohol, in Xylol und Canadabalsam blieben sie ungefärbt und wasserhaltig. Ein Anzeichen davon, wie dicht und wasserundurchlässig die Cystenwand ist.

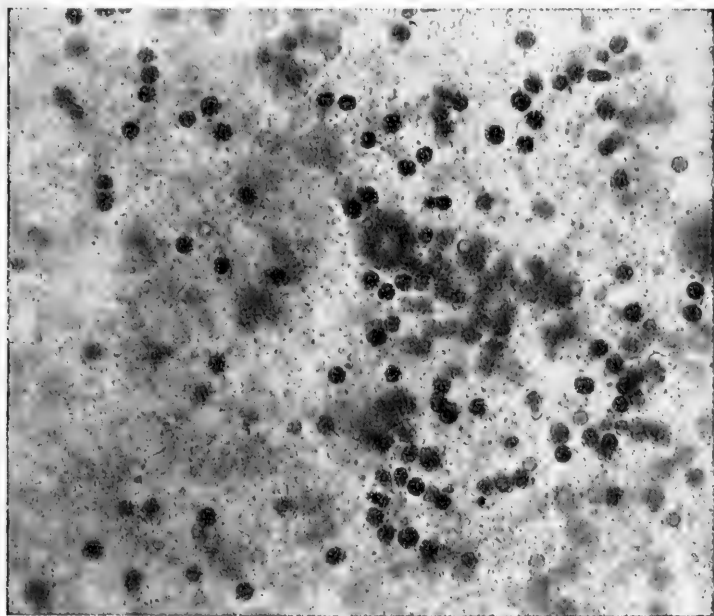
Ich versuchte daher an ihnen auch die Untersuchung auf Schnitten. Ich tötete Cysten in heißem Sublimat ab, bettete sie in Paraffin ein und fertigte Schnitte von 5μ Dicke an. Auf den Präparaten war deutlich zu erkennen, daß der wichtigste Bestandteil der Cyste die Ectocyste ist. Sie zeigte deutliche doppelte Kontur. Sie war so hart, daß sie beim Schneiden nicht selten durchgebrochen und abgeknickt war. Der Cysteninhalt war selbst auf den Schnitten noch auffällig lichtbrechend. Auf solchen Schnitten ließ sich auch durch die Methylenblaumethode das Vorkommen von Volutin nachweisen. Es war nicht in allen Cysten vorhanden; doch fand es sich in recht vielen von ihnen. Es war dann in feinen, blaurot gefärbten Körnern im ganzen Plasma angehäuft, aber vor allem in der Region um den Kern zusammengedrängt (Taf. 9 Fig. 226).

9. Lebenserscheinungen innerhalb der Cyste. Ausschlüpfen der Polytomellen.

Brachte ich Cysten, welche einige Monate (2—3) trocken gelegen hatten, wieder in Wasser, so traten an ihnen bemerkenswerte Veränderungen ein. Die durch die starke Lichtbrechung verdeckten Strukturen traten wieder deutlich hervor, man sah die scharf abgegrenzten Cystenhüllen und im Innern das oft stark zusammengezogene Plasma. In letzterem traten bald Granulationen deutlicher hervor, auch die Stärkekörner waren wieder erkennbar. Die Schichten

der Hülle quollen, die Entocyste begann wieder deutlicher zu werden. Die Falten der äußeren Hüllschichten glichen sich aus, die Rundung des Umrisses wurde wieder gleichmäßig.

Frisch aufgeweichte Cysten waren untereinander ziemlich verschieden; vor allem weichen sie im Aussehen der Entocyste voneinander ab; bei manchen war sie kaum zu erkennen, bei manchen deutlich, bei anderen auffällig breit. Nach einiger Zeit sahen aber wieder fast alle Cysten einander sehr ähnlich; deutlich war ein Zwischenraum zwischen Ectocyste und Plasmakörper ausgebildet, in welchem man mehr oder weniger klar die Schichtungen der Entocyste erkannte (Taf. 9 Fig. 245—247).

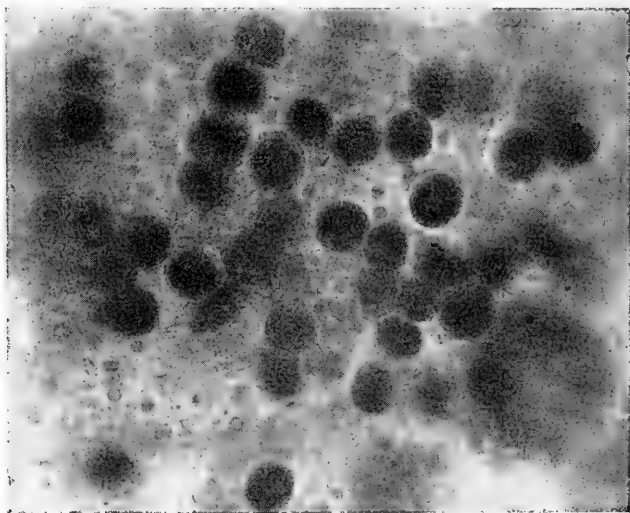


Textfig. H.

Dieselben Cysten wie in Textfig. J mit Iodiodkali behandelt. Dunkelfärbung durch Iodreaktion der Stärke.

Die Entocyste ist dazu bestimmt, im Verlaufe des Ausschlüpfvorganges eine eigenartige Rolle zu spielen, welche wir unten im einzelnen schildern werden. Vorher müssen wir aber physiologische Vorgänge schildern, welche im Cysteninhalte während der Vorbereitung des Ausschlüpfens ablaufen und sehr wichtig für das Verständnis der Biologie unseres Organismus sind. Wir haben

oben gesehen, daß die trocknen Cysten Stärke in größerer oder geringerer Menge enthalten. Diese Stärke ist in den frisch eingeweichten Cysten noch deutlich in Gestalt von großen, stark lichtbrechenden Körnern sichtbar, welche in verschiedener Anzahl vorhanden sind. Schon bei der Bildung der Cysten sahen wir ja die einen stärkereicher, die anderen stärkeärmer in den Ruhezustand übergehen. Während der Cystenruhe wird, soweit ich dies nachweisen konnte, der Stärkebestand nicht verändert. Noch in den ersten Tagen der Benetzung ist Stärke in vielfach erheblicher Menge in den Cysten auch durch die Iodiodkalimethode nachweisbar (vgl. Mikrophotographie Textfig. H u. J). Sie nimmt aber ab, wie schon im lebenden Präparat zu erkennen ist (Fig. 246 u. 247). Vielfach ist in 2 bis 3 Tagen die ganze Stärke aus den sich entwickelnden Cysten verschwunden, wie durch die Iodprobe nachgewiesen wurde. Ein Anzeichen neu eingesetzter Stoffwechselvorgänge ist auch das Auftreten von Vacuolen (Fig. 247).

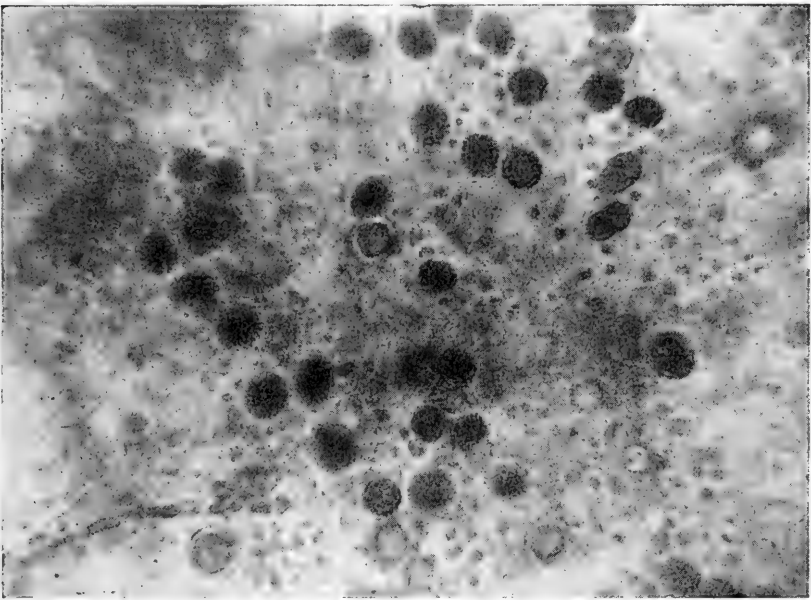


Textfig. J.

Wie Textfig. H, aber stärker vergrößert.

Auch nehmen die Cysten mit ihrem Inhalte einen starken Glanz an, der besonders an den Rändern auffallend hervortritt (Fig. 248). Dieser Glanz hängt offenbar mit chemischen Umwandlungen in der Cyste zusammen. Untersucht man Cysten in diesem Zustande mit

Sudan III. nachdem man durch Formalinlösung eine Abtötung erzielt oder doch versucht hat, so färbt sich der Inhalt der Cysten lebhaft rotgelb (vgl. Textfig. K). Auf der Textfigur erkennt man deutlich, wie die Gelbfärbung auf den plasmatischen Inhalt der Cysten beschränkt ist, der bei manchen seltsam in der Form verändert ist. Das Fett ist meist in großen und kleinen Tropfen im Cysteninhalte verteilt (Fig. 229, 230, 233). Manchmal färbt sich nach einiger Zeit das ganze Plasma rotgelb, in anderen Cysten treten die rotgelben, sudangefärbten Fettropfen stark aus dem blassen Plasma hervor (Fig. 233). Auch durch Osmiumschwärzung werden die Fettropfen sehr deutlich. Nach einigen Tagen sind die in Wasser eingeweichten Cysten ganz von Fett erfüllt.



Textfig. K.

Mikrophotographische Aufnahme von Cysten von *Polytomella agilis*. Trocken gewesene Cysten, mehrere Tage in Strohinfusion gelegen. Charakteristische Veränderungen der Form, Dunkelfärbung des Inhalts durch Fettreaktion mit Sudan III bedingt.

Mit der Zunahme des Fettes hat die Menge und Größe der Stärkekörner abgenommen. Vielfach zeigen die Cysten, welche ganz rotgelb gefärbt sind, gar keine Stärkekörner mehr, und man hat den Eindruck, als sei ein direktes Verhältnis zwischen der Menge des

Fettes und dem Mangel der Stärke festzustellen. Doch läßt sich ein solcher Nachweis nicht exakt führen, da die Cysten beim Beginn der Encystierung von einer ganz verschiedenen Stärkemenge ausgehen.

Jedenfalls ist der Schluß zulässig, daß in dem Cystenkörper von *Polytomella* ein eigenartiger Stoffwechsel vor sich geht, bei welchem aus Stärke auf irgendwelchen Umwegen Fett entsteht. Daß ein ähnlicher Zusammenhang im normalen Stoffwechsel des freilebenden Mastigophors eine Rolle spielt, können wir daraus entnehmen, daß in ihm stets neben der Stärke Fett in größeren und kleineren Tropfen nachweisbar ist (vgl. S. 7).

Der Verbrauch der Stärke in den aufweichenden Cysten und ihre Umwandlung in Fett steht offenbar mit Arbeitsleistungen der zum freien Leben zurückkehrenden encystierten Organismen zusammen. Welche Leistungen dies sind, werden wir sogleich besprechen.

In einer aus Cysten ausschlüpfenden Kultur konnte ich im Plasma nun noch weitere eigenartige Einschlüsse wahrnehmen, die ich in anderen Fällen nicht beobachtete. Es ist dies ein rotes Pigment, welches in den noch vollkommen geschlossenen Cysten im Plasma auftrat und sehr auffallend war (Fig. 103—167). In der Cyste liegt das Pigment in feinsten Tröpfchen und Körnchen. Manchmal sieht es aus wie eine ölige Flüssigkeit, manchmal auch wie ein feines Pulver. Es ist entweder fein im ganzen Plasma verstreut oder bildet eine oder mehrere Ansammlungen (Fig. 103 bis 107).

Es lag natürlich nahe, an eine Beziehung des roten Pigments zu dem der Stigmen zu denken. Da bei der Cystenbildung die Stigmen verschwinden, konnte man ja einen Zerfall dieser Bildungen und Zerstreuung ihres Pigments im Zellplasma annehmen. Die Menge des auftretenden roten Pigments (Fig. 106 a, 107—113) macht diese Annahme jedoch unwahrscheinlich. Ich konnte allerdings bei den im Ausschlüpfen begriffenen Individuen keine Stigmen beobachten, und auch bei den frisch ausgeschlüpfen vermißte ich sie vielfach. Das scheint also darauf hinzudeuten, daß das neue Stigma sich erst während des Ausschlüpfens oder kurz danach bildet.

Das rote Pigment in der Cyste erinnert am ehesten an Carotin. Ob es wirklich mit solchem etwas zu tun hat, kann ich nicht entscheiden. Wo wir sonst in einer Flagellatenzelle Carotin antreffen, ist stets eine Beziehung zu Chlorophyll vorhanden. Nun ist ja

unsere Form farblos. Möglicherweise hat sie aber doch noch die Fähigkeit bewahrt, Carotin oder eine ähnliche Substanz zu erzeugen.

Auch während (Fig. 109—116) und nach dem Ausschlüpfen ist das rote Pigment im Körper erkennbar. Dann hat es immer noch die Form feinsten Tröpfchen und Körnchen. Schon während des Ausschlüpfens sammelt es sich vorwiegend im Hinterende der Individuen an (Fig. 110—116); noch ausgesprochener ist das bei den ausgeschlüpften, frei umherschwimmenden Exemplaren der Fall (Fig. 124).

Bei solchen wird auch das Stigma wieder sichtbar; ich sah es gleich als wohl ausgebildetes, scharf abgegrenztes Gebilde. Stadien seiner Neubildung kamen mir nicht zu Gesicht. Während ich es bei den dünnen, schlanken, frisch ausschlüpfenden Individuen vermißte, war es bei den wieder im freien Wasser schwärmenden, breiten Formen schon vorhanden (Fig. 125, 128, 129). Aber auch in solchen vermißte ich es manchmal (Fig. 126) oder sah es nur durch einige zerstreute rote Flecken ersetzt (Fig. 127).

Das rote Pigment im Hinterende des Körpers erfährt in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen eine eigenartige Veränderung. Es wird zu einem dichten Klumpen zusammengeballt, der oft längsstreifig ist (Fig. 125—127). Diese Klumpen bestehen offenbar außer dem Pigment, das sie färbt, aus anderen Substanzen. Nach einigen weiteren Tagen verschwinden sie aus dem Plasma, nachdem sie vorher in ihm in kleinen Körpern und tropfenähnlichen Bildungen verteilt waren (Fig. 128 u. 129). Vermutlich wird die ganze Masse aufgelöst und verarbeitet. Eine andere Möglichkeit außer in gelöstem Zustande den Körper zu verlassen, liegt ja nicht vor. In späteren Kulturen suchte ich oft vergeblich nach dem roten Pigment, welches bei meinen ersten Excystierungsversuchen so auffällig gewesen war. Ich kann daher jetzt nicht mehr mit Bestimmtheit angeben, daß es sich um eine regelmäßige Erscheinung handelt.

In den ausgeschlüpften Individuen ist noch längere Zeit nach dem Ausschlüpfen Fett fast der auffallendste Inhaltskörper des Plasmas. In großen und vielen kleinen Tropfen erfüllt es den ganzen Körper, was sich durch Behandlung mit Osmiumsäure oder Sudan III leicht nachweisen läßt (Fig. 130 u. 131). Nach dem Abtöten mit Formalin und während der Färbung mit Sudan III fließen die Fettröpfchen allmählich im toten Plasmakörper zu großen Klumpen zusammen.

Nach dem Ausschlüpfen der beweglich gewordenen Polytomellen

blieben oft große Tropfen von Fett in den leeren Cystenhüllen zurück, was durch Darstellung mit Sudan III oft nachgewiesen wurde. Von dem reichlich erzeugten Fett wird also ein Teil von dem ausgeschlüpfenden Tiere nicht verbraucht. Wie es aus seinem Körper herausgerät, ob etwa durch Verletzungen beim Auskriechen (vgl. S. 71), konnte ich nicht mit Sicherheit beobachten.

Zwischen den Fettropfen liegen während der ersten Tage nach dem Ausschlüpfen aus den Cysten in den Individuen der Kultur noch andere stark lichtbrechend und dichte, aber weniger glänzende Körper, wie sie die Figg. 128 und 129 an lebenden Tieren zeigen.

Es lag nahe, in diesen Gebilden die wieder auftretenden Stärkekörner zu erblicken, und anfangs hielt ich sie auch für solche. Es fiel aber auf, daß ihre Form und Größe viel weniger regelmäßig war als bei den Stärkekörnern der Vorcystenstadien. Es gab ihrer ganz kleine, mittelgroße und sehr große. Nun widerstanden sie auch allen Stärkereaktionen mit Iod und Iodkali; sie färbten sich mit Iodalkohol braun, während z. B. im gleichen Präparat enthaltene Cysten, welche mit Stärkekörnern noch angefüllt waren, dunkelblaue Färbung annahmen; mit Iodiodkali wurden sie gelbbraun, mit Chlorzinkiod braunviolett. Niemals war die typische blaue Färbung zu erkennen, welche der Stärkereaktion entspricht. Auch wich die Färbung von der charakteristischen weinroten Färbung der mit Iod behandelten Körner von Glykogen und Paraglykogen ab.

Nach einer Reihe vergeblicher Reaktionen gelang es, diese Gebilde als Volutinkörner nachzuweisen. Sie ließen sich nach den Angaben von E. MEXER sehr klar mit Methylenblau färben. Sie waren meist schwarzblau oder blaurot gefärbt, waren kugelig oder länglich und hatten in den Präparaten nicht selten kantige Umrisse (Fig. 157 bis 160). Sie lagen ähnlich im Körper und ragten manchmal über dessen Umrisse hervor, wie ich dies früher (S. 55) für die in den Vorcystenstadien vorkommenden Volutinkörner angab. Auch in GIEMSA-Präparaten hielten sie die Blaufärbung stark zurück. In Hämatoxylinpräparaten traten sie als typische „rote Körper“ hervor. Es war also in solchen Individuen, welche aus den Cysten hervorgegangen waren, von Reservesubstanzen nur Fett und Volutin vorhanden. Die Stärke war meist vollkommen verschwunden. Nur selten waren in den aus den Cysten ausgeschlüpfen Individuen einige oder eine größere Anzahl von Stärkekörnern nachweisbar.

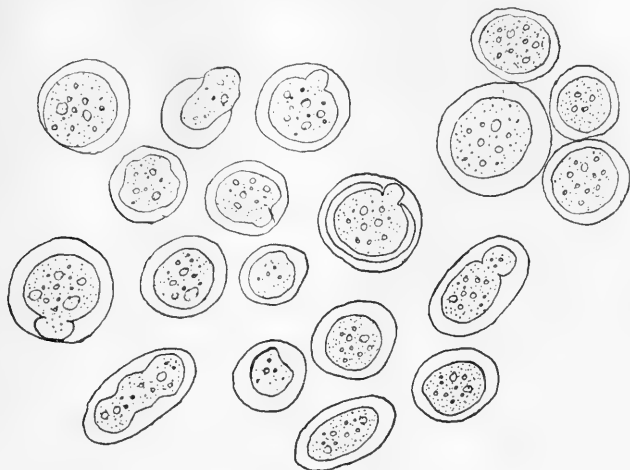
Wirkt die Flüssigkeit, in welche die trocknen Cysten eingelegt

waren, eine Zeitlang auf sie ein, so zeigen sich auch Formveränderungen an ihnen (Textfig. Ka). Die Zeit, nach der solche bemerkbar werden, dauert verschieden lange. Einige Stunden nach dem Einlegen zeigen sie folgende Maße:

Äußerer Durchmesser der Cyste 12—15—20 μ ,

Dicke der Ectocyste $\frac{1}{2}$ μ ,

Dicke der Entocyste etwa 2 μ .



Textfig. Ka.

Keimende Cysten in Wasser nach 4 Tagen.

Obwohl dem Eindringen von Wasser in den Cysteninhalt jetzt geringere Hindernisse im Wege stehen müssen als während der Trockenperiode und wir wohl annehmen dürfen, daß Spuren eingedrungenen Wassers die Stoffwechselprozesse im Innern der Cyste in Gang gebracht haben, quillt der Inhalt der Cyste nicht etwa erheblich auf. Im Gegenteil, er schrumpft etwas zusammen, zieht sich von den Wänden zurück und nimmt eine längliche Gestalt an (Fig. 103—107). Dabei legt sich eine Seite des Körpers an eine Stelle der Cystenwand an. Diese Stelle ist der Ort, an dem später das neu entstandene Mastigophor die Cyste verläßt. Wir können das Ende des Protoplasmakörpers, welches diese Stelle berührt, schon jetzt als das Vorderende des herauskriechenden Organismus bezeichnen. Am entgegengesetzten, also am Hinterende, sammelt sich schon jetzt hauptsächlich das rote Pigment an (Fig. 107). Auch Vacuolen treten nun im Körper auf. Ferner kann man noch Stärkekörner und sich vermehrende Fetttropfen feststellen (Fig. 102).

Nun wird eine polare Differenzierung der Cyste immer deutlicher; sie streckt sich meist in die Länge und wird ei- oder birnförmig (Fig. 106 u. 107). Sie muß also weich geworden sein. An der Stelle, an der das Vorderende des Plasmakörpers anliegt, schwinden die Cystenhüllen, und zwar scheint stets die Entocyste sich vor der Ectocyste zu öffnen. Es ist wohl anzunehmen, daß das Vorderende des Plasmakörpers eine enzymhaltige Flüssigkeit ausscheidet, durch welche die Hüllensubstanz gelöst wird. Manchmal sieht man am Vorderende außerhalb der Cyste eine Schleimbildung, welche vielleicht von diesem Lösungsprozeß herrührt (Fig. 105). Die etwas aufgequollenen länglichen Cysten messen etwa $18:15\ \mu$. Die Längsstreckung ist auch bei Cysten zu beobachten, welche von vornherein kreisrund waren. Sie ist nicht immer sehr ausgesprochen. Man sieht auch aus kreisrunden Cysten Polytomellen auskriechen. Stets aber sind die Entocysten asymmetrisch geworden. Wir haben oben auf die verschiedenen Gestalten hingewiesen, welche die fertigen Cysten von vornherein besitzen können (S. 58).

In seinem weiteren Verlaufe kann der Excystierungsprozeß einige unwesentliche Verschiedenheiten zeigen. Stets beginnt die Entocyste stark zu quellen und den Plasmakörper nach vorn und zu ihrer Öffnung heraus zu drängen (Fig. 107 u. 108). Ist die Ectocyste noch geschlossen, wird sie durch den sich streckenden Plasmakörper gedehnt, so daß die Form der ganzen Cyste langgestreckt wird (Fig. 108, vgl. hierzu auch die Mikrophotographien Textfig. J u. K). Dann gleitet die Entocyste in den hinteren Teil des Cystenraumes zurück (Fig. 108, 115). Während dieser Vorgänge erkennt man sehr deutlich die Zusammensetzung der Entocyste aus feinen Schichten, welche konzentrisch ineinanderstecken und deren man mindestens acht bis zwölf zählen kann.

Nun bricht auch durch die Ectocyste eine Öffnung durch, offenbar auch durch die lösende Flüssigkeit des Vorderendes bewirkt. Meist ist diese Öffnung kreisrund und ziemlich eng: der Plasmakörper muß sich durch ihn durchzwängen, wobei er erheblich eingeschnürt wird (Fig. 109, 110, 111, 115 u. 116). Dabei ist die amöboide Beweglichkeit des Flagellatenkörpers sehr bemerklich, wie die gleichen Figuren zeigen. Fast einer Amöbe vergleichbar, kriecht der Organismus aus seinem Gefängnis, das ihn mehrere Monate umschlossen hatte.

Während des Auskriechens, und vielleicht auch vor- und nachher, bilden sich vom Rande der Ausschlüpföffnung Risse in der Wand von Ecto- und Entocyste, so daß an leeren Cysten die Öffnungen

oft zipfelförmig ausgezogen, oft dreieckig erscheinen (Fig. 118, 120, 123). Die Entocyste zieht sich noch stark zusammen und bleibt in der Ectocyste in gefaltetem Zustande liegen (Fig. 118, 119, 121, 122). Man erkennt noch ihre dicke Wand; ihre Schichten haben sich immer mehr gefaltet (Fig. 117); bei leeren Cysten führt das nicht selten zur Bildung einer ganz eigenartigen Höckergeschwulst, welche der verlassenen Cyste von *Polytomella* ein charakteristisches Aussehen verschafft (Fig. 122).

In der leeren Cyste bleiben meist einige Restgebilde, scheinbar zum Teil Protoplasmastückchen (Fig. 118), die sich abgeschieden haben, und dazu oft reichlich Fetttropfen, zurück. Manche der leeren Cysten enthalten zahlreiche große mit Sudan färbbare Fetttropfen, wie wir oben (S. 67, 68) schon erwähnten.

Innerhalb der Entocyste sieht man manchmal frühzeitig wackelnde Bewegungen des Inhalts, ja in seltenen Fällen erkennt man schon entwickelte Geißeln an ihm, wenn die Cyste noch vollkommen geschlossen ist (Fig. 106a). Meist aber werden die Geißeln erst später mit Deutlichkeit sichtbar. Während der Plasmakörper sich unter amöboiden Bewegungen aus der Cyste herausquetscht, treten an dem herausragenden Ende Geißeln auf, die sich auch lebhaft bewegen (Fig. 111). Ich glaubte ihrer gleich 4 zu erkennen und sah auch bei den vollkommen ausgeschlüpften die gleiche Zahl. Doch sind die Geißeln sehr fein und schwer zu erkennen. Daher muß ich betonen, daß ich die Vierzahl der Geißeln nicht so sicher sah, wie aus den Abbildungen Fig. 111—113 entnommen werden könnte.

Die auskriechenden Individuen sind auffallend lang und schmal. Sie sind sehr metabolisch. Ihr Vorderende ist meist spitzer und schmaler als das Hinterende. In der vorderen Region läßt sich eine größere Vacuole erkennen (Fig. 112, 113). Während die Flagellaten sich durch die Cystenmündung und durch die aneinanderklebenden Gehäuse benachbarter Cysten durcharbeiten, wird ihre Gestalt oft stark verändert, sie werden in Zipfel auseinandergezogen und nehmen Gestalten an, die man nicht ohne weiteres als Angehörige von *Polytomella* erkennen würde (Fig. 123). Ja es kommt vielfach vor, daß einzelne Individuen bei dem mühsamen Geschäft des Auskriechens zerreißen, platzen und zugrunde gehen. Man sieht dann Fetzen und Trümmer ihrer Körper zwischen den leeren Cysten. Vielleicht ist das Zurückbleiben von Fett in den Cysten auch auf solche Zerreißungen beim Auskriechen zurückzuführen.

Besonders merkwürdig sind einige Beobachtungen, welche an

den auskriechenden Cysten gemacht werden konnten, als solche konserviert und gefärbt wurden. Wir haben früher die typischen frischen Cysten in ihrem feineren Bau geschildert (vgl. Taf. 4 Fig. 86). Ähnlich erscheinen sie während der ganzen Austrocknungszeit und auch kurz nach dem Einlegen in frisches Wasser, wenn sie auch dann viel schwieriger zu färben sind. Ganz anders erscheinen sie jedoch im Präparat, wenn sie einige Tage im Wasser gelegen hatten.

Die besten Beobachtungen konnte ich an Cysten machen, welche ich bei der Encystierung sich selbst hatte an Deckgläschen ankleben lassen. Nachdem diese Deckgläschen noch mehrere Wochen im Wasser der Infusion gelegen hatten, nahm ich sie heraus und ließ sie in einer zugedeckten Glasschale langsam trocknen. Nach vier Monaten wurden sie wieder in Wasser gebracht.

So wurde z. B. ein Deckgläschen, an dem 100—200 Cysten hafteten, am 4. April 1916 in eine Färbeschale mit Brunnenwasser gesetzt. Da das Deckglas auf der Wasseroberfläche schwamm, konnte ich selbst mit stärkeren Vergrößerungen mikroskopisch beobachten. Auf diese Weise konnte ich an diesen und anderen Präparaten das Ausschlüpfen vieler Individuen im Leben verfolgen. Die Beobachtungen kontrollierte ich an Material aus einer größeren Kultur, die ich beliebig herausnehmen und behandeln konnte.

Von den Cysten jenes Deckgläschens waren vom 4.—12. April sehr viele Individuen ausgeschlüpft und schwärmten im Glas umher, als ich das Deckglas herausnahm und die an ihm haftenden Cysten konservierte und färbte. Es wurde mit Eisenhämatoxylin und Bordeauxrot behandelt. Bei der Untersuchung zeigte sich, daß das Eisenhämatoxylin stark ausgezogen war und die Flagellatenkörper meist nur mit dem Bordeaux gefärbt sich leuchtend rot von dem schwarzgefärbten bakterienbedeckten Untergrund abhoben. Noch geschlossene Cysten waren ungefärbt oder tiefschwarz gefärbt. Ebenso waren die leeren Cysten schwarzblau. Zwischen ihnen sah man sehr viele halb ausgeschlüpfte Individuen. Auf Taf. 4 bilde ich Fig. 87—92 einige von ihnen ab.

Viele von ihnen waren, wie man sie erwarten durfte, einkernige Individuen, schon einigermaßen nach dem Habitus als *Polytomella* zu erkennen, streckten sich schon aus den Entocysten hervor, waren aber noch in den Ectocysten eingeschlossen (Fig. 88 u. 89). Ihr Plasma war inhaltsarm, der Kern lag am Vorderende, zeigte Caryosom und peripheres Chromatin, am Vorderende waren manchmal Anzeichen der Bildung des Geißelapparats erkennbar (Fig. 88). Die

gequollene Ectocyste und die den Plasmaleib noch eng umschließende Entocyste waren deutlich zu erkennen.

Zu meiner Überraschung war aber mehr als die Hälfte der Cysten und ausschlüpfenden Individuen zweikernig. Ich konnte dies sowohl an noch vollkommen geschlossenen, kugligen Cysten nachweisen (Fig. 87) als auch an sehr vielen, die im Ausschlüpfen begriffen waren (Fig. 90). Cystenbau, Bau des Plasmaleibes und des Kernes entsprechen vollkommen den Verhältnissen bei den einkernigen Cysten von *Polytomella*.

Bei einigen Cysten konnte man deutlich erkennen, daß die zweikernigen Plasmakörper sich während des Ausschlüpfens in zwei einkernige Stücke teilten (Fig. 91 u. 92). An einer leeren Cyste sah man dem entsprechend unmittelbar vor der Öffnung zwei einkernige, zweigeißlige jugendliche Individuen vom typischen Bau der *Polytomella* liegen.

So kommt es also in vielen Fällen beim Verlassen der Cysten zu einer Vermehrung von *Polytomella* durch Zweiteilung. Das ist ein Vorgang, welcher bei Dauercysten von freilebenden Mastigophoren noch kaum beobachtet wurde, während bei parasitischen Formen multiple Teilung in Cysten häufig vorkommt, so z. B. bei Polymastiginen und Distomatinen. Vielleicht kommt ähnliches aber doch häufiger vor, wurde nur bisher nicht beachtet.

In den ersten Fällen, die ich beobachtete, waren kaum doppelkernige Cysten oder solche, die aus zweikernigen freien Tieren oder durch Verschmelzung von zwei Tieren bei der Encystierung entstanden waren, vorhanden gewesen. Bei späteren Kulturen waren, wohl infolge der starken Überernährung mit künstlichen Medien, vor allem Zuckerlösungen, viele solche Doppelcysten entstanden. In den letzteren Fällen war wohl keine Frage, daß das Ausschlüpfen von je zwei Individuen aus einer Cyste durch Zustände, die vor der Encystierung bestanden, bedingt war. Es fragt sich nun, ob nicht auch jene von mir im einzelnen verfolgten Fälle auf die gleiche Weise erklärt werden müssen. Die Gestalt der Cysten und die inneren Strukturen, die in meinen Präparaten erkennbar sind, lassen mich daran festhalten, daß außer dem Einschließen von zwei ganz oder fast geteilten Individuen in eine Cyste auch Teilungsvorgänge während des Ausschlüpfens das Hervorgehen von zwei *Polytomellen* aus einer Dauercyste verursachen können.

Alle Beobachtungen sprechen dafür, daß die letzterwähnten einkernigen Cysten ihre Kerne nicht während der Hauptperiode

des Ruhezustands vermehren, sondern daß dies erst nach der Wiedererweckung des Lebens nach erfolgter Austrocknung und neuer Benetzung erfolgt.

Natürlich sind beide Formen der Erzeugung zweier Polytomellen aus einer Dauercyste auf die gleiche Grundursache zurückzuführen. Auch die Polytomellen, welche einkernig in eine Cyste eintreten, müssen in vorgerückten Wachstumsstadien stehen und reichlich Reservestärke enthalten, wenn sie sich encystieren; nur dann können sie zwei Individuen aus einer Cyste liefern.

Man könnte auf den Gedanken kommen, diese Vermehrung beim Ausschlüpfen aus der Cyste habe etwas mit geschlechtlichen Vorgängen zu tun. Um dies zu prüfen, muß das Leben der frisch ausgeschlüpften Nachcystenstadien eine Zeitlang verfolgt werden. Das versuchte ich zu tun, hatte dabei eigenartige Resultate, die aber in keiner Weise für das Vorkommen geschlechtlicher Stadien sprachen. Aber in anderer Beziehung waren jene Versuche von großem Interesse. Wir wollen sie daher genauer untersuchen.

Bei meinen ersten Versuchen, aus den Cysten neue, möglichst reiche Kulturen von *Polytomella* zu züchten, hatte ich einen vollkommenen Mißerfolg. Ich hatte die Cysten mit reinem Wasserleitungswasser angesetzt. Ich konnte einige wenige ausgeschlüpfte Individuen schon nach 12 Stunden nachweisen, nach 24 Stunden waren es ihrer schon recht viele. Die beim Auskriechen länglichen Individuen, welche zuerst auf der Unterlage umhergekrochen waren, hatten sich ins freie Wasser erhoben, schwammen da mit ihren vier Geißeln flott umher, hatten die normale, gedrungene Form angenommen, hatten ein Stigma, enthielten aber außer Fetttropfen und Volutin keine Reservesubstanzen, vor allem keine Stärke. Die langen Stadien während des Ausschlüpfens maßen etwa 20—24 μ in der Länge und waren ungefähr 12—15 μ breit. Die freischwimmenden Individuen waren schon erheblich kleiner geworden, sie maßen nur 6—10, meist 8 μ in der Länge. Nach 48 Stunden waren schon sehr viele Flagellaten in der Kultur enthalten, die zunächst ganz gut zu gedeihen schienen. Es waren große und kleine Individuen und nicht wenige Teilungsstadien vorhanden.

Doch bald schon zeigten sich unter den normalen Individuen zahlreiche „Hungerstadien“; es waren die gleichen langen und schmalen Formen mit großer Vacuole, ohne Reservestoffe, mit durchsichtigem Plasma, wie wir sie oben (S. 17) in den Vorcystenstadien als Hungerformen kennen gelernt haben und deren Entstehung bei

ungünstigen Bedingungen wir damals experimentell nachwiesen (Textfigur Kb). Sie sind besonders klein und messen oft nur 5–6 μ in der Länge.

Wir haben oben schon hervorgehoben, daß die aus den Cysten hervorgegangenen Individuen Fett enthalten (Figg. 130, 131), daß Volutin in ihnen nachweisbar ist (Fig. 157–160), daß sie rotes Pigment mit anderen Substanzen zu dicken Klumpen zusammengeballt meist im Hinterende enthalten (Fig. 124–126). Diese Ballen werden kleiner und verschwinden (Fig. 128 u. 129). Die Neubildung von Stärke vermissen wir aber vollkommen (vgl. S. 58). Überhaupt sind im Körper nur sehr kleine Körperchen von Inhaltssubstanzen nachweisbar, ganz im Gegensatz zu den massigen Körpern in den Vorcystenstadien (Fig. 234).

Nach 8–10 Tagen waren überhaupt keine Körner mehr vorhanden, welche sich mit Iod oder Iodkali färbten. Bei Zusatz dieser Reagentien blieben die Körner rein weiß, selbst nach stundenlanger Einwirkung, manchmal färbten sie sich gelb, bei Untersuchung mit Methylenblau erwiesen sie ihre Zusammensetzung aus Volutin; Fett war in verschiedener Menge noch vorhanden, hatte aber meist auch abgenommen. Wenige Tage darauf waren alle *Polytomellen* aus einer Kultur, welche am 20. März 1916 angelegt war, verschwunden. Das war am 12. April; das gleiche war bei einer gleichzeitig angelegten größeren Parallelkultur der Fall. Keine Spur von neugebildeten Cysten war in einer der Kulturen nachweisbar.

Ich mußte also annehmen, daß meine Kulteren an irgendeiner Ungunst der Lebensbedingungen zugrunde gegangen waren. Am nächsten lag es nach den allgemeinen Symptomen, anzunehmen, daß sie verhungert waren. Ich mußte wohl annehmen, daß den *Polytomellen* in meinen Kulturen etwas gefehlt hatte, was ihnen zum normalen Leben notwendig gewesen wäre. Ich versuchte nun mit dem Rest der trocken aufbewahrten Cysten *Polytomellen* unter verschieden abgeänderten Bedingungen aufzuziehen. Dabei ergaben sich interessante und wichtige Ergebnisse, die einen tieferen Einblick in den Stoffwechsel dieser farblosen Flagellaten gestatteten. Diese physiologischen Untersuchungen gelangen in den nächsten Kapiteln zur Darstellung.



Fig. Kb.

Hungerform nach
dem Anschlüpfen
aus der Cyste.

Hier seien noch einige Zeitangaben über die Vorgänge an den Cysten angeführt. Ich habe freie Polytomellen aus Cysten gezogen, welche in meinen Kulturen entstanden waren und 3, 4 und 6 Monate trocken gelegen hatten. Das Stroh, aus dem ich meine Kulturen züchtete, stammte vom Herbst 1915; es lieferte noch im Sommer 1916 Kulturen von *Polytomella*. Also mindestens ein Jahr Austrocknung vertragen die Cysten, wahrscheinlich aber können sie, ohne zu sterben, erheblich länger trocken liegen.

Was nun die Zeit anlangt, welche vom Einlegen der trocknen Cysten in Wasser bis zum Ausschlüpfen der Flagellaten verstrich, so hatte ich sehr verschiedene Ergebnisse. In Strohinfusionen traten die freien Polytomellen meist am zweiten bis dritten Tag nach dem Ansetzen in größeren Mengen auf. Beobachtete ich die an Deckgläschen angetrockneten Cysten in kleinen Gläschen unter dem Mikroskop, so dauerte es meist bis zum Ausschlüpfen länger. Noch relativ rasch erfolgte das Ausschlüpfen bei Cysten, welche nur 6 Wochen bis 2 Monate trocken gelegen hatten.

Cysten benetzt am	ausgeschlüpft am
20. März 1916	26. März 1916
1. April 1916	6. April 1916 (starke Zunahme am 7. April)
4. April 1916	9. April 1916
25. Mai 1916	27. Mai 1916
15. Juni 1916	25. Juni 1916
26. Juni 1916	3. Juli 1916
26. Juli 1916	30., 31. Juli u. 1. August 1916.

Im allgemeinen dauert es also vom Einweichen bis zum Ausschlüpfen 4—8 Tage. Doch ist zu bemerken, daß manche Individuen sehr rasch ausschlüpfen, andere sehr lang dazu brauchen.

So konnte man beim fortgesetzten Beobachten immerfort Tiere ausschlüpfen sehen, und zwar begannen manche ziemlich früh damit. Einmal, im April 1916, konnte ich an Cysten, die seit Februar, also etwa 6 Wochen, trocken gelegen hatten, beobachten, daß die ersten Individuen nach 12 Stunden auskrochen, sehr viele nach 24 Stunden, nach 28 Stunden war die Mehrzahl ausgeschlüpft. Im allgemeinen brauchten Cysten, welche länger trocken gelegen hatten, eine längere Zeit bis zum Ausschlüpfen.

Welche Bedingungen das Ausschlüpfen behindern und fördern, habe ich im einzelnen noch nicht genau feststellen können. Die

Zusammensetzung der benetzenden Flüssigkeit scheint keinen wesentlichen Einfluß auszuüben. Ob ich destilliertes Wasser, Brunnenwasser, Infusionsflüssigkeit oder Zuckerlösungen anwandte, die Auskluptionszeiten waren immer wechselnd. Einen beschleunigenden Einfluß scheint mir zu haben, wenn man die Cysten zwischen hinein einmal wieder antrocknen läßt. Auch Wechsel der Flüssigkeit scheint ähnlich zu wirken.

Nach den Erfahrungen von GOODEY an Cysten von *Colpoda* versuchte ich durch Einlegen in $\frac{1}{10}\%$ ige Natronlauge oder $\frac{1}{10}\%$ ige Sodalösung die Auflösung der Cystenhüllen zu beschleunigen. Ich konnte aber keinen wesentlichen Einfluß feststellen. Doch genügt die Zahl meiner Versuche nicht, um diese Frage zu entscheiden. Die Versuche sollen fortgesetzt werden.

10. Versuche über den Stoffwechsel von *Polytomella*.

Meine Versuche, die aus den Cysten ausgeschlüpften *Polytomellen* aufzuziehen und weiter zu züchten, wurden der Anlaß zu einer Anzahl von Kulturen, aus denen sich eine Reihe klarer Ergebnisse über den Stoffwechsel der in so vielen Lebenserscheinungen interessanten Art ergaben.

Während ich noch bemüht war, den aus Cysten ausschüpfenden einzelnen Individuen möglichst verschiedenartige Nährlösungen darzubieten, trat *Polytomella* in einer neu angesetzten Infusion von neuem in Massen auf. Diesmal war es sicher, daß das benützte Stroh aus einem Vorort von Freiburg (Herdern) stammte. Die Möglichkeit der Infektion von einer der früheren Kulturen aus war ausgeschlossen. Somit bestärkte und bestätigte dieser Befund meine Annahme, daß *Polytomella* ein kosmopolitisches Infusionsflagellat ist. Vor allem erhielt ich aber jetzt hinreichendes Material, um meine Versuche über die Erhaltung der *Polytomellen* über längere Zeit und die Aufzucht aus den Cysten fortzusetzen.

Ich begann zunächst damit, in kleinen Glasschalen Kulturen in verschiedenen Nährmedien anzusetzen, und zwar verwandte ich zum Teil rein anorganische Lösungen, zum Teil solche mit Zusatz bestimmter organischer Verbindungen. Es erwies sich als vorteilhaft, kleine Glasschalen als Kulturgefäße zu wählen, in denen die Kulturflüssigkeit nur ca. $\frac{1}{2}$ —1 cm tief war und eine relativ große Oberfläche hatte.

Nach der ganzen Organisation von *Polytomella* war es von vorn-

herein klar, daß dieser Organismus sich durch osmotische Aufnahme gelöster Stoffe ernähren mußte. Eine Mundöffnung ist nicht vorhanden, aufgenommene geformte Nahrung wurde niemals im Plasma beobachtet. Dagegen war es leicht festzustellen, daß die Membran permeabel ist; sowohl die Versuche mit hypertonischen Salzlösungen (vgl. S. 4) hatten dies erwiesen als auch besonders angestellte Versuche mit Vitalfarbstoffen wie Neutralrot.

Um nun festzustellen, welche der in den Körper eingedrungenen Stoffe für Ernährung und Wachstum der Polytomellen von besonderer Bedeutung seien, wurden je 1 ccm Kulturflüssigkeit mit Flagellaten in 3 ccm einer künstlichen Nährlösung gebracht und in ihr mehrere Tage bis mehrere Wochen beobachtet.

Folgende Lösungen wurden angewandt:

1. KNOP'sche Nährlösung für Algen

0,25 MgSO_4

1,00 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$

0,25 KH_2PO_4

0,12 KCl_2 auf 1000 g Wasser.

2. Nährlösung nach MOLISCH

0,2 KNO_3

0,2 $(\text{NH}_4)\text{CO}_2$

0,2 MgSO_4

0,2 CaSO_4 auf 1000 g Wasser.

3. Eine schwache Lösung von LIEBIG's Fleischextrakt in Brunnenwasser.

4. 1% Lösung von Asparagin.

5. Mischung $\frac{1}{2}$ KNOP- + $\frac{1}{2}$ LIEBIG-Lösung zu gleichen Teilen.

6. 1% Lösung von Traubenzucker in Brunnenwasser.

7. KNOP's Lösung + 1% Traubenzuckerlösung 1:1.

8. LIEBIG-Lösung + 1% Traubenzuckerlösung 1:1.

9. Rohrzuckerlösung 1%.

Es wurde eine größere Reihe von Versuchen mit diesen Lösungen angesetzt und einige Wochen lang durchgeführt. Die wesentlichen Resultate waren folgende:

1. Anorganische Lösungen.

In der Lösung nach MOLISCH gingen die Kulturen schon sehr bald, nach 1—2 Tagen, ein. Die Polytomellen vermehrten sich nicht, sie magerten stark ab, verloren die Inhaltskörper, wurden sehr klein

und unscheinbar; wenige encystierten sich, die meisten verschwanden spurlos.

Besser gediehen die Kulturen in der KNOR'schen Nährlösung. In den ersten Tagen wuchsen sie gut, es waren viele Teilungen zu beobachten, die Tiere enthielten, wenn auch nicht sehr reichlich, Reservestoffkörper (Textfig. Kc). Cystenbildung fand statt, und zwar ziemlich ausgiebig. Nach 5—6 Tagen nahm die Zahl der Polytomellen ab. Nach etwa 14 Tagen waren zahlreiche Cysten vorhanden, freie Polytomellen fehlten. Die Zahl der Cysten entsprach nicht der Menge der ursprünglich vorhandenen Polytomellen. Somit waren von letzteren offenbar viele zugrunde gegangen. Offenbar hatten sich nur diejenigen in die Cysten gerettet, welche noch genügend Reservematerial besaßen. Ebensowenig wie in diesen anorganischen Nährlösungen gediehen die Polytomellen in reinem Brunnenwasser. Es war dies ja von vornherein zu vermuten, denn als saprosmische, chromatophorenlose Organismen mußten sie wohl auf organische Nährstoffe angewiesen sein. Daß sie einige Tage in den anorganischen Nährlösungen sich erhielten, war wohl darauf zurückzuführen, daß bei der Besetzung der Kultur mit Flagellaten auch Infusionsflüssigkeit und kleine Trümmer von Stroh, Bacterien u. dgl. in die Kultur gelangt waren. Solange die dadurch gelieferten organischen Substanzen ausreichten, konnten die Polytomellen in der Kultur noch leben. Als die Stoffe erschöpft waren, verhungerten sie, soweit sie sich nicht noch encystieren konnten. Die Kulturen wurden durchgeführt, um eine exakte Grundlage für die Beurteilung der Hungerformen zu bekommen.

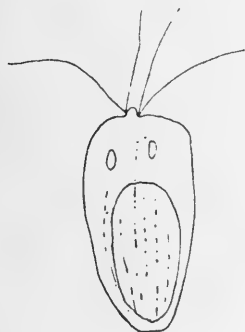
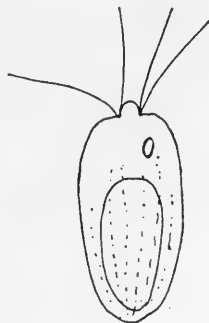


Fig. Kc.

Hungerform nach Kultur
in KNOR'scher Lösung.



Textfig. L.

Hungerform nach Kultur
in Fleischextraktlösung.

2. Eiweißstoffe enthaltende Nährlösungen.

In der Lösung von LIEBIG's Fleischextrakt in Brunnenwasser trat in den ersten Tagen eine sehr starke Vermehrung der Polytomellen ein. Doch war von vornherein ersichtlich, daß das Wachstum von Bakterien und Infusorien (*Colpidium colpoda*) in den Kulturen ganz enorm überwog. Die Polytomellen waren auffallend klein, schmal und durchsichtig; am 4. Tag der Kultur hatten sie nur eine Länge von 10—15 μ (10, 11, 12, 12,5, 14, 15) und eine entsprechend geringe Breite (7, 8, 10 μ) (Textfig. L). In den einzelnen Individuen war wenig Reservesubstanz nachzuweisen. Das Hinterende war von solchen ganz frei. Am Vorderende fanden sich viele kleine Tropfen und Granulationen. Bei der Untersuchung mit den üblichen chemischen Mikroreaktionen stellte sich heraus, daß sehr wenig kleine Körner von Stärke im Vorderende lagen. Diese hatten ganz kleine Ausmaße, höchstens $\frac{3}{4}$ —1 μ im Durchmesser. Daneben waren einige wenige größere Fettropfen durch Sudan nachweisbar. Dagegen war in ziemlich reichlicher Menge Volutin durch die typische Reaktion aufzufinden. Es lag im Vorderende in der Nähe der Mittelregion in einem dichten Kranz relativ kleiner kantiger Körner. Bald sahen die Individuen sehr schmal und mager aus (Textfig. L), sie wurden weniger, viele encystierten sich. Ihre Cysten sahen sehr durchsichtig aus und enthielten wenig Reservematerial, jedenfalls sehr wenig Stärke. Nach etwa einer Woche waren alle LIEBIG-Kulturen ausgestorben.

Ähnlich verhielten sich die Kulturen, denen zur LIEBIG-Lösung Knop'sche Salzlösung zugefügt worden war. Zwar schienen sie in den ersten beiden Tagen etwas besser zu gedeihen, aber nach einiger Zeit gingen sie ebenso zurück, wie die reinen LIEBIG-Kulturen. Auch bei den Flagellaten dieser Kulturen wogen kleine, durchsichtige Individuen vor. Nach 4tägigem Aufenthalt in der Lösung war die Mehrzahl der Flagellaten sehr klein geworden; sie maßen im Durchschnitt nur 7,5—10 μ Länge, enthielten nur wenig Stärke, wenig Fett und auch nicht sehr viel Volutin. Ebenso wenig gelang Kultur der Polytomellen in Lösungen von 1% Asparagin. Auch in solchen verhungerten sie bald.

Viel besser gediehen diejenigen Kulturen, bei denen LIEBIG-Lösung mit einer Lösung von 1% Traubenzucker zu gleichen Teilen gemischt war. In ihnen entwickelte sich mehr Stärke. Doch auch in diesen Kulturen überwogen bald die Bakterien und Infusorien.

Die letzteren vermehrten sich ganz ungeheuerlich. Die Kulturflüssigkeit wurde übelriechend. Auch hier encystierten sich nicht allzuviel Polytomellen, die Mehrzahl der Individuen ging zugrunde.

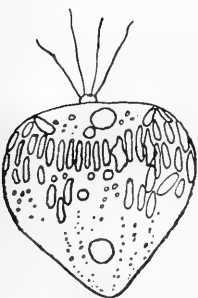
Ich vermute, daß in diesen Kulturen schädliche Stoffwechselprodukte der Infusorien und vor allem der Bakterien die Polytomellen am Gedeihen verhinderten. Bis zu einem gewissen Grad ließ sich das Aussterben der Kulturen verzögern, wenn sie durch Durchlüftung Sauerstoff zugeführt erhielten. Aber auch diese Maßregel genügte nicht auf die Dauer.

3. Zuckerhaltige Nährlösungen.

Am erfolgreichsten waren die Versuche, die Polytomellen in Zuckerlösungen zu züchten. Zunächst wandte ich eine Mischung einer 1⁰/₀ Traubenzuckerlösung mit Infusionsflüssigkeit an; da letztere nur tropfenweise zugesetzt wurde (in einigen der Versuche), so kann ich die Nährlösung, in der die Polytomellen ausgezeichnet gediehen, wohl als 1%ig bezeichnen. Später wurden mit gleichem Erfolge viele $\frac{1}{2}$ - und 1%ige Traubenzuckerlösungen angewandt. Die Kulturen gediehen ausgezeichnet; Massen von Polytomellen traten in ihnen auf, Teilungen waren reichlich zu beobachten. Die Individuen waren groß und dick, fast kuglig. Es wogen solche von 20 μ Länge vor: ich maß solche von 16:12 bis 15, 17:15, 20:16, 20:16,5 μ . Im durchfallenden Licht sahen sie sehr dunkel aus; denn sie waren ganz vollgepfropft mit Reservestoffen. Bei genauerer Untersuchung ergab sich, daß sie vor allem ziemlich große und dicke Stärkekörner enthielten; diese waren vor allem im Vorderende der Körper angehäuft, erfüllten letzteren aber nicht selten in allen seinen Teilen. Die Körner maßen 2 bis 2,5 μ in der Länge, 1—2 μ in der Breite. Sie waren mittelgroß und meist kuglig oder stäbchenförmig (Textfig. M). Viele Exemplare waren in Vorbereitung zur Cystenbildung, und große Mengen von Cysten wurden gebildet, von denen die Mehrzahl von vornherein mit großen Massen von Stärke erfüllt war. Cysten sowie freie Individuen leuchteten nach Zusatz von Iodiodkali blau auf, um nach einiger Zeit dunkel blauschwarz zu werden. Fett war nicht allzuviel vorhanden, doch waren bei jedem Individuum mehrere mittelgroße Tropfen im Vorderende mit Sudan nachzuweisen. Volutin war sehr reichlich gebildet in mittelgroßen, kleinen und kleinsten Körnern, welche meist in der Mitte des Körpers eine gürtelähnliche Zone um den Kern bildeten. Diese dehnte sich oft

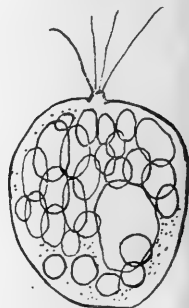
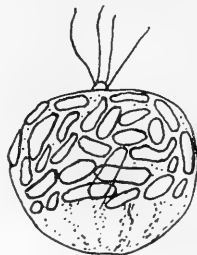
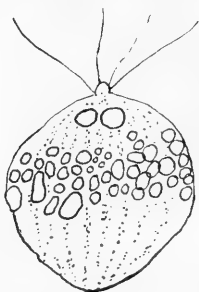
nach hinten und vorn im Körper sehr beträchtlich aus (vgl. Textfig. U, S. 94).

Fast noch besser gediehen die Kulturen in 1% Traubenzuckerlösung, verdünnt auf 1:1 mit KNOP'scher Salzlösung. Eine Zeitlang hatte ich den Eindruck, als gediehen diese Kulturen am allerbesten von allen. Das Vorderende, oft der ganze Körper, war von ziemlich großen Stärkekörnern erfüllt, die ihn ganz undurchsichtig machten. Die Körner maßen $\frac{1}{2}$, 1, $1\frac{1}{2}$, 2— $2\frac{1}{2}$ μ im Durchmesser. Fett war nicht allzuviel vorhanden und in feinen, kleinen Tropfen zwischen den Stärkekörnern mit Sudan nachweisbar. Im Verhältnis zu den anderen Kulturen war auffallend wenig Fett vorhanden. Auch Cysten mit reichlichem Stärkegehalt waren in der Bildung begriffen und nahmen an Zahl bald sehr stark zu, ohne daß in dieser wie in der reinen Traubenzuckerkultur die Zahl der freien Individuen merkbar abgenommen hätte.



Textfig. M.

Stärkekörner, gebildet bei Kultur
in Traubenzucker 1%.



Textfig. N.

Stärkekörner, gebildet bei Kultur
in Rohrzucker 1%.

In den Traubenzuckerkulturen vermehrten sich die Polytomellen gut weiter, trotz starker Zunahme der Bakterien und von Hefearten. Doch erwies es sich als nützlich, nach Verlauf von einigen Tagen Übertragung auf neue Kulturgläschen vorzunehmen.

Schließlich erwies sich als erfolgreichste die Züchtung der Polytomellen in Lösungen von 1% Rohrzucker, denen filtrierte Infusionsflüssigkeit zugesetzt war. Fast ebensogut ging die Entwicklung von Kulturen von statten, bei denen 1% Rohrzucker in Brunnenwasser gelöst worden war. In diesen Kulturen fand eine außerordentliche Massenvermehrung der Polytomellen statt. Sie wurden ganz besonders groß und dick. Im Durchschnitt maßen sie 16 bis über 20 μ in der Länge und 10—18 μ in der Breite.

Sie waren mit Reservestoffen geradezu vollgepfropft, so daß sie im durchfallenden Lichte sehr dunkel aussahen. Die Körner, welche oft den ganzen Körper erfüllten, waren vor allem in der vorderen und mittleren Region des Körpers angehäuft. Sie waren besonders schön ausgebildet und sehr groß, hatten scharfe Konturen, waren meist länglich oval, doch auch rund oder eckig; sie maßen 1, $1\frac{1}{2}$ und $2\ \mu$ in der Länge und $1\ \mu$ in der Breite. Die meisten von ihnen waren Stärkekörner (Textfig. N). Sie färbten sich blau mit den Iodreagentien; nur wenige nahmen nur einen braungelben Farbton an (s. u.). Zwischen den großen Stärkekörnern ließ sich reichlich Fett nachweisen. Es umgab in feinen Tröpfchen die Stärkekörner, doch fanden sich zwischen ihnen auch größere Tropfen. Volutin wurde in großer Menge und in auffallend großen Klumpen gebildet.

Auch in diesen Kulturen herrschte ausgesprochene Neigung zur Cystenbildung. Die Cysten waren voll Stärkekörner. In ihnen ließ sich auch Fett nachweisen, vor allem in der Mitte. Es war besonders deutlich in den frischen, einfach konturierten Cysten, aber selbst in den doppelkonturierten Cysten ließ es sich noch auffinden. Auf Schnitten untersucht, zeigten sich die jungen Cysten reichlich mit Volutin erfüllt.

Die gleichen Erfahrungen, welche ich mit *Polytomellen* machte, die aus Infusionen genommen waren, konnte ich an den aus Cysten gezüchteten Individuen bestätigen. Waren sie stärkeelos oder stärkearm ausgeschlüpft, so gingen sie in den anorganischen oder Eiweißsubstanzen enthaltenden Lösungen bald zugrunde. Sie wurden klein und mager, enthielten keine Reservesubstanzen, verbrauchten ihre Stärke vollkommen. Dann verschwanden sie aus den Kulturen, ohne Cysten gebildet zu haben. Fügte ich dagegen Zuckerlösungen zu den Flüssigkeiten hinzu, in denen sie lebten, so wuchsen sie, speicherten Stärke auf und vermehrten sich lebhaft. Und zwar zeigten sich die Veränderungen an den Kulturen schon innerhalb 24 Stunden. Waren sie anfangs nur $6-8\ \mu$ lang gewesen, so wuchsen sie bald auf $14-16\ \mu$ Länge, $7,5\ \mu$ Breite. Die Stärkekörner waren anfangs klein, maßen von $\frac{1}{2}-2\ \mu$. Nach einigen Tagen erreichten sie, besonders bei den günstigen Zuckerarten, die größten Ausmaße, $4-5\ \mu$.

Ganz ähnlich ließen sich jederzeit Hungerformen aus gewöhnlichen Kulturen innerhalb 24 Stunden in Zuckerlösungen zu kräftigen, stark sich vermehrenden stärkereichen Formen heranzüchten.

Somit war durch diese Zuchten der Nachweis geliefert, daß

Polytomella zum guten Gedeihen Zucker bedarf. Nur wenn es in zuckerhaltigen Lösungen lebt, speichert es Stärke in seinem Körper auf, dann aber in großer Menge. Die Stärke ist offenbar die wichtigste Reservesubstanz dieses Organismus. Die Fähigkeit, dieses Reserveprodukt zu bilden, hat die saprosmische, farblose *Polytomella* offenbar von ihren autotrophen, farbigen Vorfahren geerbt. Wie wir in den einleitenden Abschnitten dieser Untersuchung feststellten, gehört ja *Polytomella* in eine Mastigophoren-Gruppe, deren übrige Mitglieder fast alle grüne Chromatophoren besitzen und sich autotroph ernähren. Es ist nun von besonderem Interesse, daß die Gattung von dem Vorhandensein von schon aufgebaute Zucker in ihrer Nährlösung so abhängig ist. Zuckerarten sind ja wohl immer die Vorstadien der Stärkebildung bei grünen Pflanzen. Mit den Chromatophoren hat *Polytomella* die Fähigkeit zur Synthese organischer Substanzen aus anorganischem Material eingeübt. Es ist ein heterotropher Organismus aus ihr geworden. Aber die Fähigkeit zum zweiten Teil der Synthese hat die Art sich erhalten. Sie kann aus dem Zucker, wenn er ihr fertig dargeboten wird, Stärke aufbauen und diese auch offenbar wieder lösen und zur Synthese komplizierterer organischer Verbindungen verwenden. Die Stärke sehen wir nicht nur bei hungernden Exemplaren schwinden, sie wird auch bei der Teilung zum Teil aufgebraucht, und in den Cysten wird sie vollkommen verarbeitet.

Schon aus den oben beschriebenen Versuchen geht mit Sicherheit hervor, daß *Polytomella* zum normalen Gedeihen Zucker braucht. In einer kleineren, nur diese physiologischen und biologischen Eigenschaften der Art behandelnden Abhandlung habe ich *Polytomella* mit einigen anderen Flagellaten-Formen als Zuckerflagellaten zusammengefaßt.

Es sind das Formen, welche, soweit wir bisher wissen, alle farblos sind und welche nur an Orten vorkommen, wo Zucker in gelöster Form vorhanden ist. Außer *Polytomella* gehört in diese biologische Gruppe *Polytoma* und wohl alles, was sonst von farblosen Phytomonadinen bekannt ist, also z. B. die farblosen Carterien und Chlamydomonaden. Ziemlich sicher ist auch *Chilomonas paramaecium* hierher zu rechnen. Vielleicht gehören auch noch einige Formen in diese Gruppe.

Sie alle stammen von farbigen Formen ab, haben aber die Chromatophoren verloren. Ihre Abstammung verraten sie durch den Besitz von Stärke als Stoffwechselprodukt. Sie sind voll-

kommen abhängig von dem Vorhandensein von Zucker in ihrer Kulturflüssigkeit. Dadurch sind sie in charakteristischer Weise von den Eugleniden unterschieden. Diese Formen können mit stickstoffhaltigen Substanzen auch in chromatophorenlosem Zustand gedeihen, brauchen keinen freien Zucker. Die oben angeführten Versuche, denen sich noch manche andere anschlossen, haben gezeigt, daß bei unseren Formen stickstoffhaltige organische Substanzen nicht ausgenützt werden.

Wie bei den Eugleniden die dargebotenen Stoffe verarbeitet werden, um die auch für jene charakteristischen Kohlehydrate aufzubauen, ist noch unbekannt. Es werden neue Versuche nötig sein, um diese Zusammenhänge aufzuklären. Bei den Zuckerflagellaten gelang es mir aber, in die Zusammenhänge des Stoffwechsels etwas tiefer einzudringen. Einige von meinen Ergebnissen kann ich an dieser Stelle schon mitteilen.

11. Die Zuckerflagellaten und ihr Stoffwechsel.

Die Polytomellen und anderen Zuckerflagellaten leben in freier Natur in zuckerhaltigen Flüssigkeiten. Die meisten von ihnen sind nur aus freier Natur bekannt. *Polytomella* ist die einzige Form, welche bisher nur in Infusionen gefunden wurde.

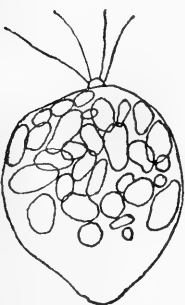
Zunächst müssen wir uns über die Herkunft des für die Ernährung unserer Formen so unbedingt nötigen Zuckers unterrichten. Es ist von Biologen bisher kaum darauf geachtet worden, daß Tümpel, welche reichlich Pflanzenstoffe enthalten, aus diesen gelösten Zucker herausziehen. Jede nicht zu lang stehende derartige Tümpelflüssigkeit enthält oft ziemlich reichlich Zucker, der sich z. B. durch FEHLING'sche Reaktion und mit größerer Sicherheit durch Osazonbildung leicht nachweisen läßt. Auch wenn man künstlich Extrakte aus Laub, Holz, Stroh anfertigt, ist in ihnen gelöster Zucker nachweisbar.

Es ist schon lange bekannt und genau untersucht, daß in Extrakten aus Holz, Stroh, Obstkernen usw. sich reichlich Zucker findet. Gerade in Holz- und Strohextrakt findet sich eine sehr charakteristische Zuckerart, eine Pentose, nämlich Xylose $C_5H_{10}O_5$.

Nachdem ich dies festgestellt hatte, lag es nahe, Ernährungsversuche mit solchen Pentosen zu machen. Ich konnte mir von Pentosen rein dargestellte Xylose und Arabinose verschaffen.

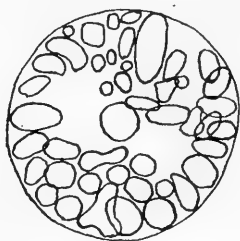
Erstere bezog ich von KAILBAUM, letztere erhielt ich durch meinen Kollegen Herrn Prof. KILIANI, welcher mir eine größere Quantität eines von ihm selbst dargestellten reinen Präparats freundlichst zur Verfügung stellte.

In beiden Pentosen gediehen meine Mastigophoren vorzüglich. Sie bezogen ihre sonstigen Stoffwechselbedürfnisse aus dem Brunnenwasser und bauten mit Hilfe des Zuckers große Stärkekörner in riesigen Massen auf. Die Textfigg. O und P zeigen, welch unverhältnismäßig große Stärkekörner und in wie großen Mengen von ihnen in den konzentrierteren Lösungen der offenbar geeignetsten Zuckerarten gebildet wurden. Dabei wuchsen die Individuen zu ungewöhnlicher Größe heran, teilten sich rasch und oft, so daß die Kultur bald von einem dichten Gewimmel von Individuen und zahlreichen Teilungsstadien erfüllt war.



Textfig. O.

Stärkekörner, gebildet bei Kultur in
Xylose $\frac{1}{2}\%$.



Textfig. P.

Stärkekörner, gebildet bei Kultur in
Lösung von Arabinose 1% .

In Kultur 25 und 38 waren unter dem Einfluß der Xylose die Stärkekörner besonders groß geworden. Sie waren vor allem im Vorderende dicht gedrängt, die Tiere waren z. T. gepfropft voll und sahen, gegen das Licht betrachtet, im mikroskopischen Bilde fast schwarz aus. Nicht selten war der Körper bis hinten hin mit Stärkekörnern erfüllt. Von diesen maßen die kleinsten $3:1,5 \mu$, während andere eine Länge von 4, 4,5, 5, 6 und 7μ erreichten (vgl. Textfig. O). Auch Fett war ziemlich reichlich vorhanden; Volutin war ebenfalls in Menge nachweisbar.

Ganz ähnlich üppig wuchsen die Kulturen in Arabinose-lösung. Lauter große, dicke, dunkle Tiere schwammen in den Gefäßen umher, voll großer Stärkekörner, neben denen die kleinen Fetttropfen und Volutinkörner zurücktraten. Ich maß bei den

Stärkekörnern eine Länge bis zu $7,5\ \mu$ und eine Breite von $2,5\ \mu$. Manchmal waren die Polytomellen in diesen Pentosekulturen so schwer mit Stärke beladen, daß sie nicht mehr munter im freien Wasser umherschwammen, sondern sich träg am Boden der Gefäße bewegten (Textfig. P).

Wir sehen aus den Ergebnissen dieser Versuche, daß *Polytomella* in Lösungen bestimmter Zuckerarten ganz besonders gut gedeiht. Das erklärt uns, warum die Art so sporadisch vorkommt und warum sie bisher in Europa noch kaum beobachtet worden war. Ich bin aber überzeugt, daß, nachdem einmal auf die Art ihres Vorkommens und ihre Abhängigkeit von bestimmten Existenzbedingungen aufmerksam gemacht worden ist, sie an vielen Orten zur Beobachtung gelangen wird.

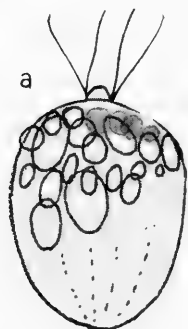
Zu beachten ist ferner die Tatsache, daß die Art nur kurze Zeit in den Kulturen gedeihen kann, da ihr nach kurzer Zeit der Zucker ausgehen muß. Ich konnte feststellen, daß in schwachen Traubenzuckerlösungen ($1\frac{1}{10}\%$) die Flagellaten nach wenig Tagen, soweit sie sich noch nicht encystiert hatten, zu hungern begannen. Ich konnte auch in den Lösungen keine reduzierende Substanz mehr nachweisen. Daß der Zucker tatsächlich von den Flagellaten verbraucht worden war, ergab sich aus dem geringen Wachstum anderer Organismen in diesen Kulturen. Der Zucker war wohl zum größten Teil in den Stärkekörnern zu suchen, der die kräftigen Individuen erfüllte und in ihnen unter Umwandlung in Fett verbraucht wurde.

In anderen Zuckerkulturen verschwand der Zucker auf andere Weise, ehe die Polytomellen ihn hatten verbrauchen können; da wurde er von gärungserregenden Bakterien und Hefen verarbeitet. Die dabei auftretenden sehr stark riechenden Stoffe, wohl verschiedene Alkohole, waren den Polytomellen sehr schädlich; diese starben, meist ehe sie sich zur Encystierung anschicken könnten. Dann waren bald die ganzen Kulturgläser von toten Exemplaren erfüllt. Ähnliches kam auch gelegentlich in natürlichen Infusionen vor. Doch waren wohl meist in solchen die Stoffwechselprodukte der anderen Organismen noch so verdünnt, daß sie die Polytomellen nicht bei der Encystierung hinderten. In einem bestimmten Zersetzungszustand der Infusion verschwanden aber auch da alle freien Polytomellen; den meisten gelang es, sich an der Oberfläche, an der Glaswand und den in der Infusion schwebenden Fremdkörpern zu encystieren.

Ähnliche Erfahrungen konnte ich in reichlicher Fülle machen,

als ich eine Serie von Versuchen anstellte, um womöglich einen etwas tieferen Einblick in die einzelnen Stufen der Zuckerverwertung bei den Zuckerflagellaten zu gewinnen. Es ist ja wohl nicht zu bezweifeln, daß die uns beschäftigenden Formen vom Stoffwechsel der photosynthetischen Organismen nur den vom Licht direkt abhängigen Teil eingeübt haben. Mit den Chromatophoren haben sie die Fähigkeit verloren, die ersten Stufen organischer Verbindungen aufzubauen. Als solche betrachtet man Zuckerarten, wobei man voraussetzt, daß diesen im Pflanzenkörper wohl noch einfachere Verbindungen vorausgehen, etwa Formaldehyd.

Zunächst war es von Interesse, zu versuchen, wie sich unsere Zuckerflagellaten den verschiedenen Zuckerformen gegenüber verhalten. Wir hatten gesehen, daß Pentosen ihre natürliche Nahrung bilden und in künstlichen Kulturen sehr zu ihrem Gedeihen beitragen. Bemerkenswert war, daß sie ebensogut die Hexosen verarbeiteten. Wir haben ja erfahren, daß sie in Traubenzuckerkulturen ausgezeichnet gedeihen.



Textfig. Q.

Polytomella auf Stärke und

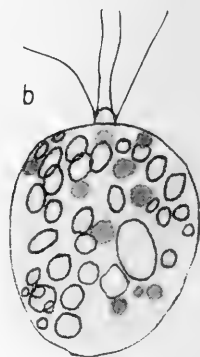
Volutin behandelt,

a aus Lävulosekultur,

b aus Maltosekultur;

umrandert: Stärke,

grau: Volutin.



Immerhin zeigt ein Vergleich der Textfigg. O und P mit Textfig. M, daß die aus dem Traubenzucker gebildeten Stärkekörner nicht die Größe jener erreichen, die bei Kultur in Pentosen aufgebaut wurden. Doch schwankten die Größen einigermaßen. Der Grundaufbau des Zuckers scheint dabei keine wesentliche Rolle zu spielen. Wurden die Flagellaten nämlich statt mit Dextrose mit einer ihr entsprechenden Hexose, nämlich dem Fruchtzucker (Lävulose), der genau dieselbe Grundformel $C_6H_{12}O_6$ besitzt, genährt, so trat ein viel stärkeres Wachstum ein. und die Stärkekörner erreichten viel beträchtlichere Größen, wie Textfig. Qa zeigt. Sie waren 4—6 μ lang und 1—3 μ breit.

Genauere Untersuchungen werden erst zeigen, ob diesem Befund eine Gesetzmäßigkeit zugrunde liegt.

Mit Tetrosen, Triosen und anderen Monosen konnte ich keine Versuche anstellen, da mir vorläufig von diesen Zuckern keine reinen Präparate zur Verfügung standen.

Dagegen führten die Versuche mit Polyosen zu sehr eigenartigen Resultaten, über deren Bedeutung für den Zuckerstoffwechsel unserer Formen ich mir noch nicht klar geworden bin. Wir haben früher schon erkannt, daß Rohrzucker zu ganz auffälligen Resultaten führt. Wir fanden in Rohrzuckerkulturen besonders starke Entwicklung, beträchtliches Größenwachstum der einzelnen Individuen, Zunahme der Zahl und Bildung ganz besonders großer Stärkekörner. Brachte man z. B. Hungertiere aus anderen Kulturen, die ganz klein geworden waren und nur ganz wenige, kleinste Stärkekörner enthielten, in Rohrzuckerkulturen, so wuchsen in wenigen Tagen die Individuen mächtig heran und bildeten besonders große Stärkemassen. Die Stärkekörner hatten bald Durchmesser von 6, 7 und 9 μ .

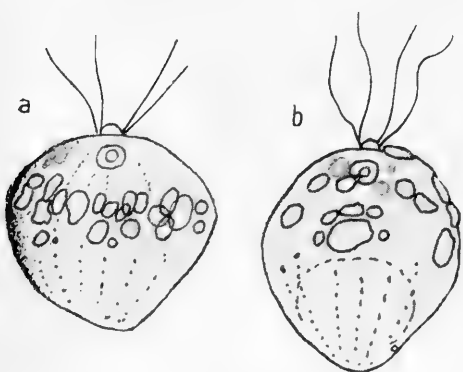
Es ist nicht ohne weiteres verständlich, daß eine Polyose so gut, eher noch besser verwertet wird als die in der natürlichen Nährflüssigkeit vorkommenden Monosen. Möglicherweise wird der Rohrzucker erst nach erfolgter Umwandlung aufgenommen und verwertet. In einer Reihe von Fällen prüfte ich die Nährflüssigkeit beim Einsetzen der Flagellaten und einige Tage später. Während vorher keine Reaktion zu erzielen war, erfolgte nach einigen Tagen eine typische Reduktion mit der FEHLING'schen Lösung. Es war also der Rohrzucker wohl inzwischen invertiert worden. Ob das auf den Einfluß von *Polytomella* zurückzuführen ist oder auf Bakterien oder Hefen, kann ich nicht entscheiden, halte aber letzteres für wahrscheinlicher. Damit würde auch stimmen, daß das gute Gedeihen in der Rohrzuckerlösung meist erst nach einigen Tagen der Kultur seinen Höhepunkt erreichte.

Ähnlich verhielten sich meine Zuckerflagellaten anderen Polyosen gegenüber. So gediehen Kulturen in Maltose $\frac{1}{2}\%$ ausgezeichnet; die Individuen waren sehr groß und enthielten auffallend große Stärkekörner (vgl. Textfig. Qb), von 4–6 μ Länge und 1–3 μ Breite. Auch Volutin wurde reichlich gebildet.

Auch in Milchzuckerlösung von $\frac{1}{2}\%$ wuchsen die Kulturen sehr gut. Die Stärkekörner, reichlich entstanden, waren relativ klein, maßen 1,5–2,5 μ und waren meist in einem Gürtel im vorderen Drittel des Körpers angehäuft. Zwischen den kleinen

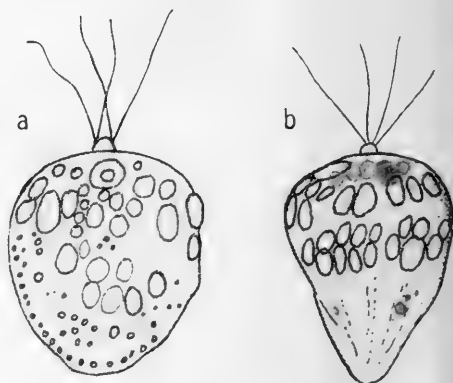
Körnern fand sich hier und da ein auffallend großes (Textfig. Ra u. b). Viele feine Fettröpfchen und sehr wenig Volutin waren nachweisbar.

Merkwürdigerweise wurde sogar Dextrin gut ausgenützt. Es war „chemisch reines“ Dextrin zu den Versuchen benützt worden, welches in der Hauptsache am Boden der Kulturflüssigkeit eine Schicht bildete. Auch hier setzte erst nach einigen Tagen intensive Entwicklung ein; die Flagellaten erfüllten sich mit vielen mittelgroßen Stärkekörnern von 2—4 μ Durchmesser. Fett bildete sich reichlich in kleinen Tropfen, Volutin war wenig vorhanden (vgl. Textfig. S. a u. b).



Textfig. R.

Polytomella aus Milchezuckerkultur;
grau: Volutin, unrändert: Stärke.



Textfig. S.

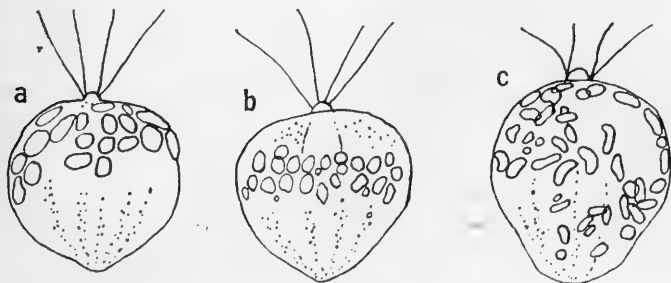
Polytomella aus Dextrinkultur, a auf Stärke
und Fett, b auf Stärke und Volutin behandelt.

Bei all diesen Polyosen muß wohl der Ausnutzung durch *Polytomella* eine Umwandlung, wohl eine Zerlegung des komplexen Moleküls durch Einflüsse fremder Art, etwa durch Bakterien oder Hefen, vorausgegangen sein. Die Art der Ausnützung ist vorläufig noch nicht erkannt, ich hoffe aber durch weitere Untersuchungen die Zusammenhänge aufklären zu können.

Jedenfalls ist festgestellt, daß *Polytomella* zur Ernährung Zucker braucht und ihn aus verschiedenen Zuckerarten beziehen kann, wobei wohl mancherlei Umwege eingeschlagen werden.

Die rasche Zersetzung verschiedener Zuckerarten ließ ein Arbeiten mit Reinkulturen notwendig erscheinen. Ich bin damit beschäftigt, solche herzustellen, und hoffe später über die Resultate von solchen berichten zu können.

Hier sei nur noch kurz über einige andere vorläufige Versuche berichtet, welche mit meinem Objekt angestellt wurden. Ich versuchte Kulturen in verdünntem Glycerin, welche auch ausgezeichnet gelangen. Sie wuchsen und vermehrten sich reichlich in 1- und $\frac{1}{2}$ %iger Glycerinlösung. Die Exemplare in diesen Kulturen waren groß, fast kuglig aufgebläht, hatten eine große zentrale Vacuole. Sie waren durchaus nicht mager, erinnerten nicht an Hungerformen. Im Durchschnitt maßen sie 18–20 μ . Mit Reservesubstanzen waren sie gleichmäßig erfüllt, aber nicht vollgestopft. Fett und Volutin war in mäßiger Menge vorhanden. Stärke war in ziemlich kleinen Körnern durch den ganzen Körper verteilt, nicht wie in anderen Kulturen im Vorderteil angehäuft. Die Stärkekörner maßen 0,5, 0,75–1 μ , selten 2–3 μ im Durchmesser (Textfig. Ta u. b).



Textfig. T.

Aus Glycerinkultur. Stärkefärbung. a u. b nach 4, c nach 18 Tagen.

Die Glycerinkulturen sind dadurch bemerkenswert, daß sie sich lange Zeit hindurch erhielten (Textfig. Tc). Die Flagellaten gediehen in ihnen ausgezeichnet, vermehrten sich und blieben wochenlang normal, ohne daß sehr viele von ihnen sich encystierten.

Während in den Zuckerkulturen spätestens nach einer Woche, wenn die Flüssigkeit nicht gewechselt wurde, durch Gärungen die noch nicht encystierten *Polytomellen* abgetötet wurden, gediehen sie in Glycerinkulturen ohne Flüssigkeitswechsel 4–5 Wochen lang. Es scheinen also in diesen Kulturen die Gärungen unterdrückt oder doch sehr zurückgehalten zu werden.

Es lag nahe, nach den gelungenen Versuchen, die Zuckerflagellaten mit Glycerin zu ernähren, andere Alkohole heranzuziehen. Bei Kulturen in Lösungen von Mannit und Erythrit zeigte sich eine leichte Anreicherung von Stärke. Doch waren die Versuchs-

resultate nicht vollkommen zu übersehen. Sie sollen später an wieder aufzunehmenden Versuchen weiter verfolgt werden.

Was aus der Stärke im Verlauf des Stoffwechsels von *Polytomella* wird, dafür haben wir einige Hinweise. Es scheint mir sehr wahrscheinlich, daß das Fett, welches wir in den beweglichen Individuen auftreten sahen, welches aber vor allem in den Cysten eine offenbar sehr wichtige Rolle beim Wiederaufleben des Organismus spielt, daß das Fett in irgendeinem Zusammenhang mit der Stärke steht. Da, wenn Stärke schwindet, Fett auftritt oder sich vermehrt, so liegt aller Grund vor, die auch sonst im Organismenreiche nachgewiesene Umwandlung des Kohlehydrats Stärke in Fett zu vermuten. Es macht den Eindruck, als werde das Fett wiederum bei der Arbeit verbraucht, da es nur in den ruhenden Formen in größerer Menge auftritt und nach der Wiederaufnahme des beweglichen Lebens wieder zurücktritt.

Unter den weiteren Aufbauprodukten im Körper von *Polytomella* spielt offenbar das Volutin eine besondere Rolle. Wir sahen es mit der Verbesserung der Ernährung im Zellkörper an Menge zunehmen, vor der Teilung ist es reichlich angehäuft. Es ist dauerhafter als die anderen nachweisbaren Reserveprodukte des Körpers und bleibt allein übrig, wenn jene (Stärke, z. T. auch Fett) verbraucht sind.

Das Volutin ist eine Zellsubstanz, über deren Wichtigkeit und weite Verbreitung bei den niederen Organismen uns die Untersuchungen der letzten Jahre immer neue Aufklärungen bringen. Außer bei Bakterien ist Volutin bei Protozoen und Protophyten weit verbreitet. REICHENOW hat über diese Substanz eine eingehende Untersuchung angestellt, welche manche wichtige Ergebnisse über ihr Verhalten, besonders bei *Haematococcus pluvialis*, geliefert hat. Die Ergebnisse dieser Untersuchung müssen uns hier besonders beschäftigen, da *Haematococcus* eine grüne Mastigophoren-Form ist, welche mit *Polytomella* in ziemlich nahen verwandtschaftlichen Beziehungen steht.

Volutin ist stets ein sehr auffallender Zellbestandteil; im Leben ist es meist in größeren und kleineren Körnern und Klumpen an seiner starken Lichtbrechung erkennbar. Bei Behandlung mit Iodlösungen färbt es sich meist gelb, doch hat es sich in meinen Präparaten manchmal sehr schwach oder gar nicht gefärbt. Stets färbt es sich sehr stark mit Hämatoxylin und zwar in ausgesprochen rötlichem Ton (vgl. Taf. 6 Fig. 146—149). In den Methylenblau

enthaltenden Farbgemischen färbt es sich blau, so in EHRLICH'S Triacid (Fig. 142, Taf. 6) und bei GIEMSA-Färbung. Im allgemeinen färbt es sich mit allen möglichen Kernfarbstoffen. In den Eisen-hämatoxylinpräparaten bleibt es bei genügender Differenzierung ungefärbt. Am sichersten läßt es sich nach der Angabe von A. MEYER durch Färbung mit 10% Methylenblaulösung und nachfolgender Differenzierung in 1% Schwefelsäurelösung nachweisen. Bei der Schwefelsäurebehandlung behalten die Volutinkörner als einzige die blaue Färbung zurück; die Präparate können dann mit anderen Farbstoffen nachgefärbt werden. In ihnen erscheint das Volutin schwarzblau oder blaurot.

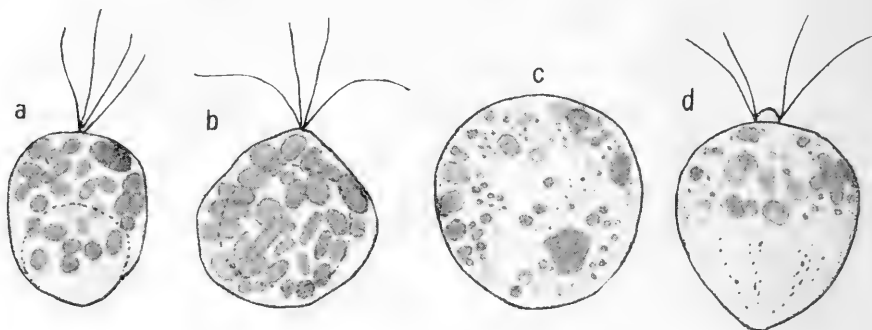
Volutin ist seither bei vielen Protozoen gefunden worden; es kommt bei Bakterien, Diatomeen, Pilzen, Algen vor. Bei Flagellaten (Euglenen), Rhizopoden und Sporozoen wurde es jetzt oft festgestellt. Alle genauer darauf untersuchten Phytomonadinen, also *Haemato-coccus*, *Polytoma*, *Pleodorina*, *Dunaliella*, *Chlamydomonas*, enthalten es.

A. MEYER hält Volutin auf Grund seiner Untersuchungen für eine Verbindung von Nucleinsäure. REICHENOW glaubt dem zustimmen zu können und sieht in ihm eine Reservesubstanz, welche vor allem vom Kern bei dessen Wachstumsvorgängen verbraucht werde. Er sah es in phosphorreichen Nährlösungen zunehmen, in phosphorfreien abnehmen und ganz verschwinden. Er erblickt daher im Volutin eine phosphorhaltige, Nucleinsäure enthaltende Reservesubstanz.

Bei *Polytomella* verhält sich das Volutin so eigenartig, daß es der Mühe wert ist, sein Verhalten zu verfolgen. Während in den Polytomellen aus Infusionen neben dem Fett und der Stärke meist nur geringe Mengen von Volutin enthalten sind, nimmt es bei der „Mästung“ in geeigneten Zuckerarten sehr stark zu. Es häuft sich dann in großen und kleinen Körnern im ganzen Zellkörper an. Hauptsächlich tritt es in den Regionen des Körpers auf, in denen auch die Bildung der Stärkekörner stattfindet. So erscheint es meist zuerst in einem Ring um den Kern im vorderen Drittel des Körpers (vgl. Textfig. Va u. b und Wa u. b).

Je mehr Stärke erzeugt wird, um so mehr bildet sich Volutin. Sehr groß sind z. B. die Massen, welche bei Zucht in Traubenzuckerlösung auftreten. Textfig. U zeigt in a und b die großen, zahlreichen Volutinkörner, welche in einer sehr üppigen Traubenzuckerkultur sich bildeten. In c und d sind Bilder dargestellt, welche auf ein Wachstum der einzelnen Körner hindeuten. Wir

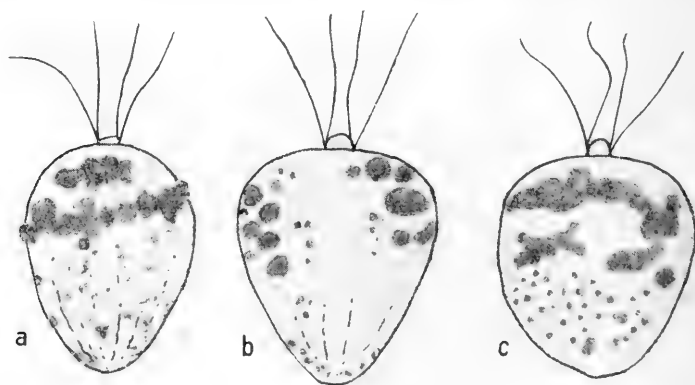
werden später auf diese Bilder noch einmal zurückkommen. Es waren viele sehr kleine Körner vorhanden, welche nur $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{4}$ μ Durchmesser hatten. Die großen Körner maßen 1, 2, 3, 4,5—5 μ .



Textfig. U.

Färbung der Volutinkörner nach Kultur in Traubenzuckerlösung.

In Rohrzuckerlösungen ist die Volutinbildung nicht weniger stark. Nur tritt sie hier unter einem etwas anderen Bilde auf. Die sich bildenden Körner zeigen eine ausgesprochene Neigung, sich zu größeren Gebilden zu vereinigen, so daß grobe Massen (Textfig. W) und geradezu bandartige Gebilde entstehen (Textfig. Va u. c). Diese Stränge können 15—20 μ Länge erreichen. Sie sehen aus, als seien sie aus vielen kleinen Kugeln vereinigt.

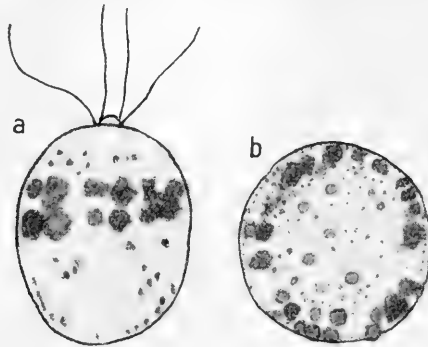


Textfig. V.

Färbung der Volutinkörner nach Kultur in Rohrzucker und Knop-Lösung (a u. b), in reinem Rohrzucker (c).

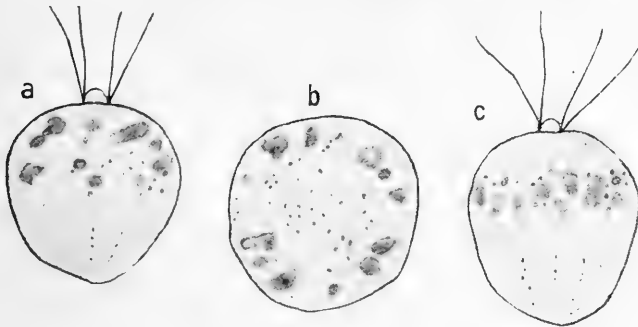
Entsprechend große und zahlreiche Volutingebilde entstanden bei Kultur in all den anderen ausnutzbaren Zuckerarten, also vor allem in Xylose und Arabinose. Weniger massenhaft waren sie in den Laevulose-, Maltose- und Dextrinkulturen entwickelt.

In den Glycerinkulturen entsprach Menge und Größe der Volutinkörner wiederum der Stärkebildung. Die meist in einem Ring im Vorderende des Körpers zusammengedrängten Volutinkörner waren klein bis mittelgroß (Textfig. X). Sie maßen $1-3\ \mu$, doch waren viele kleine vorhanden, die nur etwa $\frac{1}{10}\ \mu$ Durchmesser hatten.



Textfig. W.

Volutinfärbung nach Kultur mit reinem Rohrzucker, a von der Seite, b von oben gesehen.



Textfig. X.

Volutinfärbung nach Kultur in Glycerinlösung. a u. c von der Seite, b von oben gesehen.

Aus all diesen Beobachtungen ist wohl auf einen engen Zusammenhang zwischen der Stärke- und der Volutinbildung zu schließen. Je mehr Stärke entsteht, um so mehr Volutin wird gebildet. Es ist

nun die Frage aufzuwerfen, welcher Art der Zusammenhang in der Bildung beider Stoffe ist. Wir haben gesehen, daß Volutin noch vorhanden sein kann, wenn der Körper von *Polytomella* keine Spur von Stärke mehr enthält. Bei den Hungerformen in anorganischen Lösungen oder bei den aus den Cysten ausgeschwärmten Tieren vermißte ich die Stärke, stellte aber immerhin noch reichlich Volutin fest. Letzteres wurde wohl von ARAGAO mit Paraglykogen verwechselt.

Volutin ist wohl sicher die kompliziertere Verbindung; es wird ja von MEYER und REICHENOW angenommen, daß es Stickstoff und Phosphor enthält. Meine Beobachtungen weisen alle darauf hin, daß es erst im Anschluß an die Stärke entsteht. In Kulturen mit wenig Stärke wird wenig Volutin gebildet, und erst wenn die Polytomellen voll von Stärke sind, entsteht in ihnen Volutin in größeren Mengen. Trotzdem glaube ich nicht, daß die Stärke ein Übergangsprodukt ist und sich etwa in das Volutin umwandelt. Möglicherweise gehen beide aus denselben Zuckern hervor, die sich aus den Nährlösungen im Körper des Zuckerflagellaten gebildet haben. Zucker bilden ja wohl unzweifelhaft den Ausgangspunkt zur Bildung von Aminen.

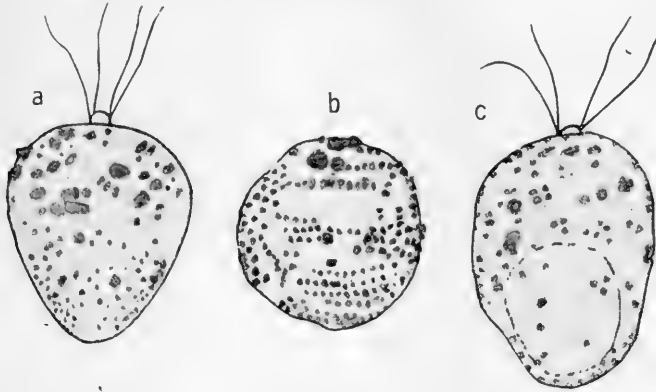
Wenn es also auch vorläufig noch nicht möglich ist, in die chemisch-physiologischen Zusammenhänge im Aufbau der Körpersubstanzen der Zuckerflagellaten einen tieferen Einblick zu gewinnen, der Weg hierzu ist wenigstens eröffnet. Ich hoffe mancherlei Vertiefung unserer Kenntnisse von weiteren Forschungen an diesen Objekten.

Einige nicht uninteressante Aufschlüsse über die Entstehung der Reservestoffkörner haben mir schließlich noch die Vereinigung morphologischer Beobachtung mit chemisch-physiologischen Experimenten geliefert. Ausgehend von Erfahrungen der physiologischen Chemie, daß synthetische Vorgänge im Organismus durch minimale Zusätze von Natriumphosphat sehr gefördert werden, versuchte ich die Vorgänge bei *Polytomella* durch Zufügung von etwa $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{2}$ % Natriumphosphat zu den Kulturflüssigkeiten zu beeinflussen.

Die Ergebnisse waren sehr eigenartig. Nicht nur die Volutinbildung, sondern auch die Stärkeentstehung wurden durch den Zusatz des Phosphats in sehr bemerkenswerter Weise beeinflusst.

Bei der Volutinbildung kann man ja daran denken, daß Bestandteile des Natriumphosphats direkt in das Molekül auf-

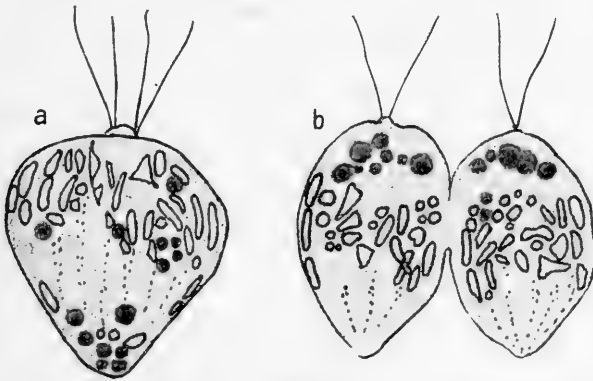
genommen werden. Ähnliches nahm ja auch REICHENOW bei seinen Versuchen, das Volutin in *Haematococcus* anzureichern, an, und das Resultat entsprach seinen Erwartungen.



Textfig. Y.

Volutinfärbung nach Kultur in Xyloselösung und Natriumphosphat.
a u. c von der Seite, b von oben gesehen.

Setzte ich das Natriumphosphat einer gewöhnlichen Infusion, in der *Polytomellen* wuchsen, zu, so nahm in ihnen sehr bald schon das Volutin stark zu. Das zeigt z. B. Textfig. A¹, S. 98, wo Volutin in vielen kleinen Körnern plötzlich auftrat. Auch in allen Zuckerlösungen vermehrte sich das Volutin nach dem Zusatz des Phosphats auffällig. Wie sehr die ganzen Flagellatenkörper von Volutin überschwemmt wurden, zeigt z. B. Textfig. Y. Merkwürdig

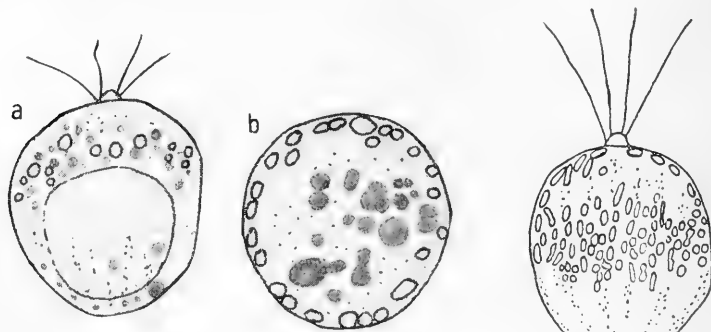


Textfig. Z.

Volutinfärbung und Stärkedarstellung in Exemplaren aus Kultur in Glycerinlösung und Natriumphosphat. a von der Seite, b Teilungsstadien.

war dabei das Auftreten des Volutins in sehr kleinen Körnern, die vielfach in Reihen und Gruppen zusammengedrängt erschienen. Man vergleiche hierzu besonders Textfig. Yb; es ist das dargestellte Flagellat aus einer Xylosekultur mit Zusatz von Natriumphosphat entnommen.

Nicht minder auffallend war die gleichzeitige Vermehrung von Stärke und Volutin in einigen Glycerinkulturen, denen Natriumphosphat zugesetzt war (vgl. Textfig. Z). Die Textfig. Zb zeigt auch die Anhäufung der dunkel abgebildeten Volutinkugeln in der Region des sich teilenden Kernes. Merkwürdig war vielfach die Anordnung der Körner in parallelen Reihen. Sie waren z. T. sehr klein, nur Bruchteile eines μ , doch erreichten sie auch Durchmesser von $1,5-3 \mu$. Die Stärkekörner maßen im allgemeinen $\frac{1}{3}-\frac{1}{2} \mu$, selten $1-1\frac{1}{2} \mu$. Auch die Körpergröße der Polytomellen war in diesen Kulturen auffällig, so maß ich Individuen von $22,5 \mu$ Länge.



Textfig. A¹.

Volutinfärbung und Stärkedarstellung in Exemplaren aus einer Kultur in Infusionsflüssigkeit und Natriumphosphat.

a von der Seite, b von oben gesehen.

Textfig. B¹.

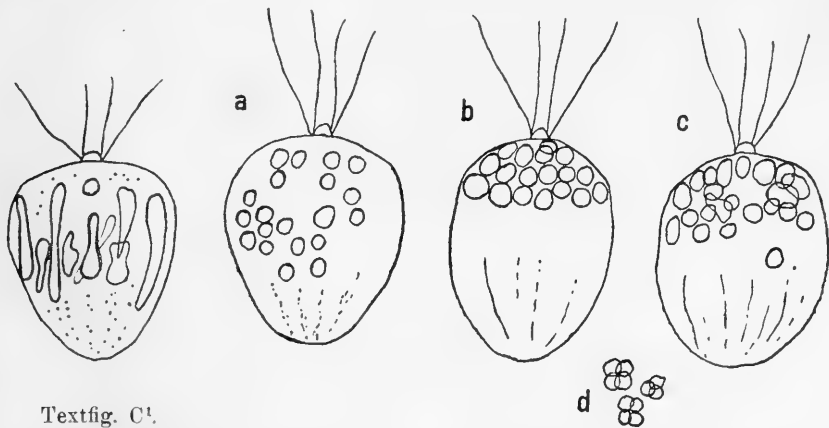
Stärkebildung in Infusionsflüssigkeit + Natriumphosphat.

In diesen Kulturen zeigt sich nun auch schließlich die eigenartige Wirkung, welche das Natriumphosphat auf die Stärkebildung hatte. Diese Wirkung kann natürlich nur eine indirekte sein und derjenigen, welche man bei physiologisch-chemischen Prozessen bei höheren Tieren beobachtet hat, entsprechen. Noch auffälliger war sie in einigen anderen Kulturen. Textfig. B¹ z. B. zeigt ein Flagellat aus einer gewöhnlichen Infusion, der nur einige Tropfen einer 1%igen Natriumphosphatlösung zugesetzt waren. Hier setzte bei allen Individuen eine sehr intensive Bildung von

Stärke ein, welche in sehr kleinen Körnern auftrat. Diese erfüllten den ganzen Körper in dichten Gruppen. Infolge ihrer Kleinheit wurden sie wohl durch Spannungsdruck in die Oberflächenregionen des *Polytomella*-Körpers gedrängt. Die Mengen kleiner Körnchen von Stärke waren in dieser Kultur auffällig groß.

Auch in den Zuckerkulturen zeigte sich die entsprechende Förderung der Stärkebildung nach dem Zusatz von Natriumphosphat. Das war besonders in den Rohrzuckerkulturen sehr auffallend. Textfig. C¹ zeigt die enormen Stärkeplatten von 7—9 μ Durchmesser, welche hier auftraten.

Sowohl bei der Stärke- als auch bei der Volutinbildung zeigten diese Präparate Bilder, welche auf die Bildungsweise dieser beiden Substanzen Licht werfen. Beide sieht man in tropfenähnlichen kleinen Gebilden auftreten, welche zähflüssig zu sein scheinen und wie Tropfen zu größeren Gebilden zusammenfließen (Textfig. Z, A¹, Y, W). Vielfach hat man den Eindruck, als seien die größeren Gebilde aus mehreren kleinen durch Verschmelzung entstanden. Auch die massenhafte Entstehung kleiner Gebilde vor dem Auftreten der größeren Körner weist darauf hin, daß letztere durch Verschmelzung der ersteren entstanden sind (vgl. Textfig. Y).


 Textfig. C¹.

Wachstum der
Stärkekörner in Lö-
sung von Rohrzucker
+ Natriumphosphat.

 Textfig. D¹.

Wachstum der Stärke innerhalb 24 Stunden. Individuen
vollkommen stärkeelos in Xylosekultur eingesetzt, erzeugen
in 24 Stunden die abgebildeten Stärkemengen.

Das gilt wie für das Volutin so auch für die Stärke. Es scheint, daß zunächst jedes Stärkekorn von kleinsten Anfängen nicht anders wächst, als dies für die Pflanzenstärke bekannt ist, durch

äußere Anlagerung von Zuwachsschichten. Ich konnte aber niemals eine solche regelmäßige Schichtung erkennen, wie sie für Pflanzenstärke charakteristisch ist. Wenn die kleinen Körner, im Plasma des Flagellats nahe beieinander liegend, sehr rasch wachsen, so kommt es nicht selten zur Verschmelzung dieser Körner. Darauf weisen die seltsamen Gestalten der Stärkekörner oftmals hin, so in Textfig. M, N, O, P, Q, und besonders in Textfig. Tc, B¹ u. C¹.

Die Zusammensetzung größerer Stärkekörner aus kleineren wurde mir schließlich durch eine Beobachtung noch wahrscheinlich gemacht, die ich bei sehr raschem Wachstum von solchen machen konnte. Hungerformen, aus Cysten gezüchtet, setzte ich in vollkommen stärkelosem Zustand in eine Xylosekultur. In dieser ihnen besonders zusagenden Pentoselösung, ihrer natürlichen Nahrung, wuchsen die Flagellaten stark heran und erzeugten schon in 24 Stunden große Stärkemengen. Die Textfig. D¹ zeigt drei solche Individuen, welche schon reichlich Stärke in mäßig großen Körnern enthalten. Die Flagellaten selbst maßen im Durchschnitt 14—16 μ in der Länge und 7,5 μ in der Breite, während sie am Tag vorher nur 7—8 μ groß gewesen waren. Die Stärkekörner, die vor allem im Vorderende angehäuft waren, maßen 0,5, 1, 1,5 bis höchstens 2 μ im Durchmesser. Viele von den kleinsten waren in Gruppen von 3 u. 4 zusammengedrängt, welche zusammen genau der Größe der größeren Körner entsprachen (Textfig. D¹d).

Mit diesen Feststellungen über die Entstehung der Stärkekörner schließe ich die Darstellung meiner vorläufigen Ergebnisse über den Stoffwechsel der Zuckerflagellaten ab. Weitere umfassende Untersuchungen sind im Gange, und ich hoffe, durch richtige Kombination morphologischer mit physiologisch-chemischen Methoden bei Anwendung von Reinkulturen tieferen Einblick in die Stoffwechselvorgänge dieser so günstigen Untersuchungsobjekte zu gewinnen.

12. Hauptergebnisse der Arbeit.

1. Es wurde nachgewiesen, daß *Polytomella agilis* ARAGAO, welche in Brasilien entdeckt wurde, eine auch bei uns verbreitete Form ist, deren eigenartige Biologie und Physiologie wahrscheinlich bisher ihre Beachtung in Europa verhinderte.

2. *Polytomella* ist eine Phytomastigine, gehört zu den Phytomonadinen und zwar in die Familie der Polyblephariden.

Polytomella ist eine viergeißlige Form mit eigenartigem, kreuz-

förmigen Rostellum, einer Zellmembran, welche nicht aus Cellulose besteht, einem Stigma und einem Zellkern. Sie erzeugt Stärke als Stoffwechselprodukt; die Stärke wird in Körnern, meist von runder oder ovaler Scheibenform, ausgeschieden.

4. Die Teilung erfolgt als Längsdurchschnürung, wobei die Membran mitgeteilt wird. Die Geißeln werden in Gruppen von je 2 verteilt; in jeder wird die Zahl durch Auswachsen vom Basalapparat auf 4 ergänzt. Auch das Rostellum wird in eigenartiger Weise geteilt.

5. Der Kern ist ein kugliger Caryosomkern mit fein verteilter Chromosomensubstanz im Außenkern.

6. Ein Centriolließ sich bei ihm nicht nachweisen, wohl aber Strukturen, welche leicht zur irrtümlichen Annahme eines Centriols führen können.

7. Die Chromosomen entstehen im Außenkern, ausschließlich aus dessen Substanz, ohne erkennbare Beteiligung der Caryosoms an ihrem Aufbau. Sie entstehen während der Prophase oft vor dem Zerfall des Caryosoms.

8. Von Chromosomen kann man bei diesem Protozoon im vollen Sinn des Wortes sprechen, da die betreffenden Gebilde in konstanter Zahl gebildet und gleichmäßig geteilt werden.

9. In der Prophase der Kernteilung werden 5 Chromosomenpaare gebildet.

10. In der Metaphase der Kernteilung werden die 5 Chromosomenpaare jeweils in ihre Partner zerlegt, so daß jede Tochterplatte bei der Mitose 5 Chromosomen erhält.

11. Es ist infolgedessen anzunehmen, daß 5 Chromosomen gebildet werden, die sich meist vorzeitig teilen.

12. Die Teilung der Chromosomen erfolgt in der Prophase, Metaphase oder im Beginn der Anaphase zu verschiedenen Zeiten bei verschiedenen Individuen und oft auch bei demselben Individuum nicht bei allen Chromosomen gleichzeitig.

13. Das Caryosom unterliegt in der Prophase und im Beginn der Metaphase eigenartigen Umwandlungen. Es verwandelt sich in eine Spindelfigur mit zunächst stumpfen Polen und mit sehr deutlichen Spindelfasern.

14. Bei dieser Umwandlung wird das Caryosom selten rasch nach erfolgter Aufquellung vollkommen verflüssigt und zur Spindelfigur längsgestreckt.

15. Meist zerfällt das Caryosom am Ende der Prophase in stark färbare Brocken (6—10), welche zwischen den Chromosomen liegen und leicht mit ihnen verwechselt werden können.

16. Die Veränderungen der Caryosom-Teilstücke erfolgen unter den Anzeichen der Verquellung; sie werden weniger färbbar und größer. Oft strecken sie sich entsprechend der Achse der Spindel in die Länge, so daß die Annahme nahe gelegt wird, daß einzelne der Spindelfasern direkt durch Quellung in die Länge aus ihnen entstehen.

17. Wenn der Zerfall des Caryosoms nicht erfolgt, so kann die Aufweichung und Verquellung an seiner gesamten Substanz vor sich gehen, ohne zu starker Verflüssigung zu führen. Es geht dann aus ihm eine typische Caryosomhantel hervor, wie sie für Kernteilungen niederer Protozoen charakteristisch ist.

18. Die verschiedenen Teilungsbilder werden verständlich, wenn wir davon ausgehen, daß die Kernbestandteile kolloidale Substanzen sind, deren Dichtigkeit und damit Viscosität wechseln kann.

19. Die Teilung der Chromosomen ist ganz unabhängig vom Caryosom und dessen Derivat, der Spindel.

20. In der Anaphase sind wahrscheinlich die Spindelfasern an der polwärts gerichteten Bewegung der Chromosomen beteiligt.

21. An den Spindelpolen ist kein Centriol, kein Centrosoma und keine Plasmastrahlung nachweisbar.

22. Bei der Umwandlung der Teilungsfigur in die Tochterkerne geht das Caryosom aus der Spindelsubstanz, der Außenkern aus den Chromosomen hervor.

23. Durch die Erkenntnis des Verlaufs der Kernteilung bei *Polytomella* werden verschiedene bisher schwer verständliche Kernteilungstypen der Protozoen verständlich. Wir sehen in ihr einen Übergang zwischen der Teilungsform mit Caryosomhantel und derjenigen mit vollkommener Verflüssigung der Caryosomsubstanz und typische Spindelbildung.

24. Der Kernteilungstypus von *Polytomella* schließt sich eng demjenigen anderer Phytomonaden an. Nach meinen Beobachtungen kommen ähnliche Stadien der Prophase bei *Polytoma* und *Volvox* vor. Auch ist bei diesen Formen die Spindelbildung sehr ähnlich.

25. In den Infusionen schreitet *Polytomella* schon kurz nach dem Ausschlüpfen wieder zur Cystenbildung. Die Cysten sind kuglig

und meist reichlich mit Stärke erfüllt. Die Mehrzahl ist einkernig. Aus jeder schlüpft normalerweise ein Flagellat aus.

26. In sehr üppig gedeihenden Kulturen kommt es oft zur Bildung ovaler, bisquitförmiger und sonstwie unregelmäßig gestalteter Cysten. Diese können zweikernig sein und zwei Individuen den Ursprung geben.

Außerdem scheint es vorzukommen, daß einkernige Cysten beim Aufweichen zweikernig werden und durch Teilung zwei Individuen aus sich hervorgehen lassen.

27. Außer einer äußersten zarten Hülle, dem „Schleier“, schließen zwei dichte und feste Hüllen die Cyste ein; die harte, doppelkonturierte äußere Hülle, die Ectocyste und die aus vielen, feinen Lamellen bestehende innere Hülle, die Entocyste.

28. Beim Aufweichen der Cyste nach längerer Austrocknung werden beide Cystenhüllen am einen Ende offenbar durch Enzymwirkung aufgelöst. Die sich zusammenfaltende Entocyste preßt das Flagellat aus sich heraus.

29. Während der Cystenruhe, im ausgetrockneten Zustand, ruht der gesamte Stoffwechsel und ist jedenfalls auf ein Minimum verringert.

30. Während des Aufweichens der Cysten verschwindet die in ihnen enthaltene Stärke ganz oder zum größten Teil. Statt ihrer tritt Fett in großer Menge auf.

31. Ausgeschlüpfte Flagellaten enthalten gar keine oder kaum mehr Stärke. Sie sind Hungertiere, welche bald zugrunde gehen, wenn die sie umgebende Lösung nicht die richtigen Bestandteile enthält. Am notwendigsten ist neben den Salzen Zuckergehalt des Wassers der Kulturflüssigkeit.

32. *Polytomella* gehört zu den durch meine Untersuchung erst nachgewiesenen Zuckerflagellaten; es sind das Formen, welche nach Verlust der Chromatophoren den zweiten Teil des pflanzlichen Stoffwechsels unverändert beibehalten haben. Sie können den Zucker nicht selbst aus anorganischem Material aufbauen, sind daher auf das Vorkommen von Zucker in ihrer Nährlösung angewiesen.

33. In den Wasserlachen und Tümpeln, in denen Zuckerflagellaten vorkommen, findet sich aus Pflanzenteilen ausgelaugter, gelöster Zucker. In den Strohinfusionen, in denen *Polytomella* lebt, ist es Xylose, eine Pentose.

34. *Polytomella* kann nur in Zuckerlösungen leben; sie nützt die verschiedensten Zuckerarten aus und baut aus ihnen Stärke

auf. Monosen und Polyosen werden in gleicher Weise ausgenutzt. Selbst von Glycerin kann sie sich ernähren. Auf welchem Wege die Ausnützung der verschiedenen Zuckerarten vor sich geht, ist noch genauer zu erforschen.

35. Volutin ist ein wichtiges Stoffwechselprodukt von *Polytomella*, welches bei Fütterung mit geeigneten Zuckerarten sehr stark zunimmt.

Freiburg i. Br., April 1917.

Korrektur erledigt in Mazedonien, Juli 1918.

Literaturverzeichnis.

1. ARAGAO, DE BEAUREPAIRE, H., Untersuchungen über *Polytomella agilis* n. g. n. sp., in: Mem. Inst. OSWALDO CRUZ. Rio de Janeiro, Vol. 2, 1910, p. 42.
2. ALEXEIEFF, Notes sur les Flagellés, in: Arch. Zool. expér. (5), Vol. 6, 1911, p. 491.
3. BOVERI, TH., Zellenstudien, Heft 1—5, Jena.
4. DANGEARD, Recherches sur les Eugléniens, in: Botaniste (8).
5. DEHORNE, Recherches sur la division de la cellule. I. Le duplicisme constant du chromosome somatique chez la *Salamandra maculosa* LAUR et chez *Allium cepa* L., in: Arch. Zellforsch., Vol. 6, 1911.
6. DOFLEIN, F., Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VII. Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 39, Anat., 1916, p. 335.
7. —, —, VIII. *Pyxidicula operculata* (AGARDH), *ibid.*, Vol. 39, 1916, p. 585.
8. —, *Rhizochrysis*, in: Zool. Anz., Vol. 47, 1916, p. 153.
- 8a. —, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IX. *Rhizochrysis*, eine Übergangsform unter den niederen Protozoen, in: Zool. Jahrb., 1917, Vol. 40, Anat., p. 383.
9. —, *Polytomella agilis*, Zool. Anz., Vol. 47, 1916, p. 273.
10. —, Lehrbuch der Protozoenkunde, 4. Aufl., Jena 1916.
11. —, Zuckerflagellaten. Untersuchungen über den Stoffwechsel farbloser Mastigophoren, in: Biol. Ctrbl., Vol. 36, 1916, p. 439.
12. ENGLER und PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien. Abschnitte über Chlamydomonadinen etc.
13. ENTZ, G. jr., Cytologische Beobachtungen an *Polytoma uvella*, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. (Bremen), 1913, p. 249.

14. HARTMANN, M., Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocinen und Dicyemiden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 24, 1904.
15. HERTWIG, R., Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei *Actinosphaerium Eichhorni*, in: Abh. Akad. Wiss. München, math.-phys. Klasse, Vol. 19, Abt. 3, 1898, p. 1.
16. JAMESON, A. PR., A new Phytoflagellate (*Parapolytoma saturata* n. g. n. sp.) and its method of nuclear division, in: Arch. Protistenk., Vol. 33, 1914, p. 21.
17. KLEBS, G., Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien, in: Unters. bot. Inst. Tübingen, Vol. 1, 1883.
18. —, Flagellatenstudien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 55, 1893, p. 265.
19. KOFOID, C. H., and O. SWEZY, Mitosis und multiple fission in Trichomonad Flagellates, in: Proc. Amer. Acad. Arts Sc., Vol. 51, 1915, p. 291.
20. KÜHN, A., und W. v. SCHUCKMANN, Cytologische Studien an Trypanosomen, in: Zool. Jahrb., Suppl., Vol. 15 (Festschr. SPENGLER), 1912, Bd. 2, p. 329.
21. KÜHN, A., Analyse der Chromatinverhältnisse und der Teilungsmechanik des Amöbenkerns mit Hilfe mehrpoliger Mitosen, in: Zool. Anz., Vol. 45, 1915, p. 564.
22. MERTON, Über den Bau und die Fortpflanzung von *Pleodorina illinoisensis*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 90, 1908.
23. PROWAZEK, S., Kernteilung und Vermehrung der *Polytoma*, in: Österreich. bot. Ztschr., 1901, p. 1.
24. REICHENOW, E., Untersuchungen an *Haematococcus pluvialis* nebst Bemerkungen über andere Flagellaten, in: Arb. Reichsgesundheitsamt, Vol. 33, 1909, p. 1.
25. SENN, G., Flagellata, in: ENGLER und PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien, Teil 1, Abt. 1, a, 1900, p. 93.
26. TSCHENZOFF, B., Die Kernteilung bei *Euglena viridis* EHRBG., in: Arch. Protistenk., Vol. 36, 1916, p. 137.
27. v. WASIELEWSKI u. A. KÜHN, Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkerns, in: Zool. Jahrb., Vol. 38, Anat., 1914.
28. ZACHARIAS, O., in: Berichte der Zoologischen Station in Plön, Vol. 1.

Erklärung der Abbildungen.

<i>A</i> Stigma	<i>PC</i> peripheres Chromatin
<i>BA</i> Basalapparat	<i>Pi</i> Pigment
<i>BSp</i> Teilungsfigur des Basalapparate	<i>Pl</i> Plasmastränge
<i>Ch</i> Chromosom	<i>R</i> Rostellum
<i>CV</i> kontraktile Vacuole	<i>S</i> Schleier
<i>Ek</i> Ectocyste	<i>St</i> Stärkekörner
<i>Ent</i> Entocyste	<i>V</i> große Körpervacuole
<i>F</i> Fett	<i>Vol</i> Volutin
<i>K</i> Kern mit Caryosom	

Polytomella agilis ARAGAO.

Tafel 1. Bau der Art.

Alle Individuen nach dem Leben oder nach Iodbehandlung.
Vergrößerungen verschieden.

Fig. 1. Lebendes, normales Individuum aus frischer Infusion, dicht erfüllt mit Stärkekörnern.

Fig. 2. Individuum mit Vacuole im hinteren Teil.

Fig. 3. Individuum mit vorderer Vacuole und drei Stigmen.

Fig. 4. Abgekugelttes Individuum vor der Cystenbildung.

Fig. 5—7. Hungerformen aus Brunnenwasser.

Fig. 8—11. Teilungsstadien nach dem Leben.

Fig. 12. Genaue Darstellung einer lebenden *Polytomella*. Sichtbar sind: Ursprung der Geißeln, Kern mit Caryosom und Außenkern, Plasmastränge, kontraktile Vacuole, große Körpervacuole, Stärke- und Volutinkörner und Fetttropfen.

Fig. 13. Vorderende mit Rostellum, Stigma und Carotintropfen.

Fig. 14—15. Aus Cysten ausgeschlüpfte, stärkeleose Polytomellen, mit je zwei Stigmen (Stigmenteilung?).

Fig. 16. Spätes Teilungsstadium, je zweigeißelig, beide Stigmen auf der äußeren Seite.

Fig. 17. Plastische Einzeldarstellung des Rostellums nach lebendem Objekte.

Fig. 18. Verschiedene Stigmen.

Fig. 19—21. Hungerformen aus abgeschlossenem Objektträgerpräparat.

Fig. 22—26. Individuen aus einer Infusion: Iodiodkalifärbung der Stärkekörner.

Tafel 2. Kernbau.

Konservierte Flagellaten zum Teil mit FLEMMING'scher Lösung (Fig. 27, 32, 33, 40), meist mit SCHAUDINN's Sublimatlösung fixiert.

Alle gefärbt mit wässrigem Eisenhämatoxylin, Nachfärbung mit Bordeauxrot. Sorgfältig differenziert.

Vergrößerung meist 2000 : 1; Fig. 42—48 3000 : 1.

Fig. 27 u. 28. Ruhestadien.

Fig. 29—34. Beginnende Prophase. Quellung des Caryosoms. Differenzierung der Chromosomen.

Fig. 35—42. Zerfall des Caryosoms.

Fig. 41—46. Veränderungen des Caryosoms. Ausbildung der fünf Doppelchromosomen.

Fig. 47 u. 48. Gruppierung der Doppelchromosomen.

Fig. 49 u. 50. Wahrscheinliche Teilung der fünf einfachen Chromosomen.

Tafel 3. Spindelbildung und Kernteilung.

Konserviert mit SCHAUDINN'schem Sublimat, nur Fig. 55, 56, 59, 64 u. 68 mit FLEMMING.

Alle gefärbt mit wässrigem Eisenhämatoxylin und Bordeauxrot.

Vergrößerung 2000 : 1, Fig. 57, 58, 61 2500 : 1.

Fig. 51 u. 52. Metaphasen.

Fig. 53—56. Beginnende Anaphasen.

Fig. 57 u. 58. Zerfall des Caryosoms, Gruppierung der Chromosomen.

Fig. 59. Beginnende Anaphase.

Fig. 60—63. Späte Anaphasen. Die fünf Chromosomen der Tochterplatten sehr deutlich.

Fig. 64—68. Telophasen. Längsstreckung der Spindeln, Zusammenballung der färbbaren Substanzen.

Fig. 69 u. 70. Rekonstruktionsstadien der Tochterkerne.

Tafel 4. Körper- und Geißelteilung. Bau der Cysten.

Alles nach konservierten Präparaten. Meist konserviert mit SCHAU-DINN'schem Sublimat, nur Fig. 74—77, 85 mit FLEMMING.

Alle gefärbt mit wässrigem Eisenhämatoxylin und Bordeauxrot.

Vergrößerung aller Figuren 2000 : 1.

Fig. 71. Zweikerniges, viergeißliges Stadium.

Fig. 72—74. Teilung des Geißelapparats.

Fig. 75—76. Körperteilung, Trennung der zwei Geißelgruppen.

Fig. 77. Loslösung der Tochtertiere.

Fig. 78 u. 79. Ergänzung des Geißelapparats; drei Geißelstadien, im Wachstum begriffen.

Fig. 82. Durch Hunger oder häufige Teilung verkleinerte Zwergform.

Fig. 83 u. 84. Teilungsstadien von Zwergformen.

Fig. 84. Rostellum und Geißelbasen, von oben gesehen.

Fig. 86. Frisch gebildete Cyste.

Fig. 87. Alte, trocken gewesene, eingeweichte Cyste. Zweikernig.

Fig. 88 u. 89. Alte, eingeweichte Cysten, einkernig, beim Auskriechen.

Fig. 90—92. Zweikernige Cysten beim Auskriechen.

Fig. 93. Frisch aus dem Kerne ausgekrochenes Individuum, in noch zweigeißligem Zustande.

Tafel 5. Cysten und Stadien des Auskriechens.

Alle nach dem Leben oder frisch mit Reagentien behandelt.

Vergrößerung 1800—2000 : 1.

Fig. 94. Frische Cyste.

Fig. 95—98. Ausgetrocknet gewesene Cysten wenige Stunden nach dem Einweichen.

Fig. 99—101. Solche Cysten mit Iodiodkali behandelt.

Fig. 102. Solche Cysten nach Tötung mit Formol, behandelt mit Sudan III.

Fig. 103—105. Cysten am 3.—4. Tag des Einweichens.

Fig. 106—108. Cysten am 5.—6. Tag des Einweichens.

Fig. 109—111. Cysten etwa am 7. Tag des Einweichens; im Auskriechen begriffene Flagellaten.

Fig. 112—113. Frisch ausgekrochene Cystenflagellaten.

Fig. 114—116. Im Auskriechen begriffene Polytomellen einer anderen Versuchsreihe.

Fig. 117. Formänderung einer Cyste während des Aufweichens.

Fig. 118—122. Verlassene Cysten; Formänderung von Ecto- und Entocyste.

Tafel 6. Nach- und Vorcystenstadien, ihre Kerne und deren Teilungsstadien; lebend und bei verschiedenen Färbungen.

Verschiedene Färbungen und Reaktionen bei den einzelnen Figuren angegeben.

Vergrößerung meist 2000:1; Fig. 136—140, 143—145 3000:1.

Fig. 124—129. Lebende Individuen aus Cysten ausgeschlüpft. Rotes Pigment und braunrote Ballen, Volutinkörner und Fetttropfen enthaltend.

Fig. 124. Einen Tag nach dem Ausschlüpfen.

Fig. 125—127. 2.—3. Tag nach dem Ausschlüpfen.

Fig. 128—129. 4.—5. Tag nach dem Ausschlüpfen.

Fig. 130—131. Frisch ausgeschlüpfte Individuen. Formalinabtötung. Fettreaktion mit Sudan III.

Fig. 132. Aufgeweichte Cyste vor dem Ausschlüpfen. Reaktion wie Fig. 130—131.

Fig. 133. Individuum in Kultur aus Cysten. Fettreaktion wie oben.

Fig. 134 u. 135. Normale Polytomellen aus Infusion. Fixiert mit SCHAUDINN's Sublimat. Färbung GIEMSA. Im Plasma feinere und gröbere Volutinkörner violett gefärbt.

Fig. 136. Spindel in Metaphase bei GIEMSA-Färbung. Sublimat.

Fig. 137. Ruhekern, gefärbt mit Safranin-Methylgrün. Sublimat.

Fig. 138. Ruhekern, gefärbt mit DELAFIELD's Hämatoxylin. Sublimat.

Fig. 139 u. 140. Prophasen, gefärbt mit GIEMSA's Lösung. Sublimat.

Fig. 142. Ruhende *Polytomella*, fixiert in Sublimat. Färbung mit EHRLICH's Triacid von GRÜBLER. Starke Blaufärbung der Volutinkörner.

Fig. 143—144. Prophasestadien. Die zehn Doppelchromosomen und das zerfallende Caryosom. Sublimatfixierung. Färbung mit DELAFIELD's Hämatoxylin.

Fig. 145. Prophase bei GIEMSA-Färbung.

Fig. 146—149. Polytomellen in Kernteilung. Metaphase, frühe und späte Anaphase, Telophase. Sublimat. DELAFIELD's Hämatoxylin.

Fig. 150. Lebendes Tier. Vital gefärbt mit Neutralrot. Rot gefärbt wahrscheinlich Volutinkörper. Daneben sichtbar Kern und Stärkekörner.

Fig. 151 u. 152. Schwache Dunkelfärbung der Membran freier Infusionspolytomellen bei Behandlung mit Iodiodkali und Schwefelsäure (Cellulosereaktion).

Fig. 153. Iodreaktion der Stärke in frischer Cyste.

Fig. 154 u. 155. Iodreaktion der Stärke in zur Cyste sich abkugelnden Polytomellen aus einer Infusion.

Fig. 156. Verhalten des Kernes zu Rostellum und Geißelapparat. FLEMMING-Fixierung. Eisenhämatoxylin. Wässrige Lösung.

Fig. 157—160. Volutinreaktion bei aus Cysten gezüchteten stärke-losen Hungertieren. Sublimatfixierung. Nachfärbung mit Safranin.

Tafel 7. *Polytomella* mit ruhendem Kern und allen Phasen der Kernteilung.

Konserviert meist mit SCHAUDINN's Sublimatlösung, nur Fig. 175, 176, 177, 179 mit FLEMMING.

Alle gefärbt mit alkoholischem Eisenhämatoxylin.

Vergrößerung 2000:1.

Fig. 161. Ruhekern.

Fig. 162—164. Erste Einleitung der Prophase.

Fig. 165. Stadium mit fünf Chromosomen.

Fig. 166. Stadium mit zehn Chromosomen.

Fig. 167 u. 168. Zerdehnung des Caryosoms.

Fig. 169—174. Bildung der Spindel aus Caryosomsubstanz.

Fig. 175 u. 176. Zähflüssige Teile des Caryosoms werden zerdehnt.

Fig. 177—182. Zerdehnung und Hantelbildung der Caryosomsubstanz in Metaphase, Anaphase und Telophase.

Fig. 183—185. Schlußstadien der Kernteilung.

Tafel 8. Weitere Einzelheiten des Kernbaues und der Kernteilung.

Fixiert mit SCHAUDINN's Sublimat. Nur Fig. 187, 188, 195, 196, 198, 210, 211, 212, 214 und 215 mit FLEMMING.

Alle gefärbt mit alkoholischem Eisenhämatoxylin.

Vergrößerung Fig. 186—189 2000:1, alle übrigen 3000:1.

Fig. 186—187. Endstadien der Telophase.

Fig. 188—189. Rekonstruktion der Tochterkerne.

Fig. 190. Ruhekern.

Fig. 191—192. Erste Schritte zur Prophase.

Fig. 193—194. Zerfall und Quellung des Caryosoms.

Fig. 195—196. Bildungsstadien der Chromosomen.

Fig. 197. Stadium der fünf Chromosomen.

Fig. 198a—d. Verschiedenes Aussehen des Caryosoms während der Prophase bei starker Differenzierung.

Fig. 199. Differenzierung der zehn Chromosomen. Teilung oder Vereinigung von solchen.

Fig. 200. Stadium mit zehn Chromosomen.

Fig. 201—207. Meta-, Ana- und Telophase von Kernen. Spindelbildung. Chromosomen.

Fig. 208—209. Differenzierung der Chromosomen.

Fig. 210—219. Differenzierung der Chromosomen und Umwandlung des Caryosoms.

Fig. 210. Doppelchromosomen.

Fig. 211—215. Stadien der Chromosomendifferenzierung.

Fig. 216—218. Zerfall des Caryosoms.

Fig. 219. Deutliche Differenzierung der zehn Chromosomen.

Tafel 9. Cystenstadien und ergänzende Bilder.

Meist nach lebenden Präparaten, zum Teil auch nach Färbung und Reaktion.

Vergrößerung 2000 : 1.

Fig. 220 u. 221. *Polytomellen* aus Rohrzuckerkultur, von oben und der Seite, nach dem Leben.

Fig. 222. Hungertier vor der Cystenbildung.

Fig. 223—225. Cystenbildung eines gut genährten Infusionstieres.

Fig. 226. Ältere Cyste, Volutinfärbung, Schnittpreparat.

Fig. 227. Ältere Cyste, frisch in Wasser. War vorher ausgetrocknet.

Fig. 228. Vorderende eines lebenden Tieres, Rostellum und Geißeln.

Fig. 229 u. 230. Nach Austrocknung aufgeweichte Cysten. Fettmengen durch Sudan III nachgewiesen.

Fig. 231. Ovale frische Cyste. Konserviert in Sublimat. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin.

Fig. 232. Normales Individuum aus Infusion. Gefärbt nach Sublimat-Konservierung mit EHRLICH's Triacid von GRÜBLER.

Fig. 233. Cyste wie Fig. 229 u. 230. Sudanreaktion.

Fig. 234. Freie *Polytomella*, Hungertier aus Cyste, klein, stärkefrei, mit Volutin und Fett, nach dem Leben.

Fig. 235—240 lebend.

Fig. 235. Fertige Cyste im Wasser.

Fig. 236. Frische Cyste, kurz nach Bildung.

Fig. 237. Frische Cyste, etwas länger im Wasser gelegen.

Fig. 238. Frische Doppelcyste.

Fig. 239. Frische runde Cyste.

Fig. 240. Frische ovale Cyste.

Fig. 241—244. Konserviert in Sublimat. Gefärbt mit alkoholischem Eisenhämatoxylin.

Fig. 241. Frische birnförmige Cyste.

Fig. 242. Einkernige frische Doppelcyste.

Fig. 243. Einkernige frische kuglige Cyste.

Fig. 244. Zweikernige frische Doppelcyste.

Fig. 245—250 nach dem Leben. In Fig. 249 u. 250 Ausbildung des Vorderendes.

Fig. 245. Alte, trocken gelegene Cyste in Wasser aufgeweicht, 1. Tag.

Fig. 246. Ebenso, 3. Tag.

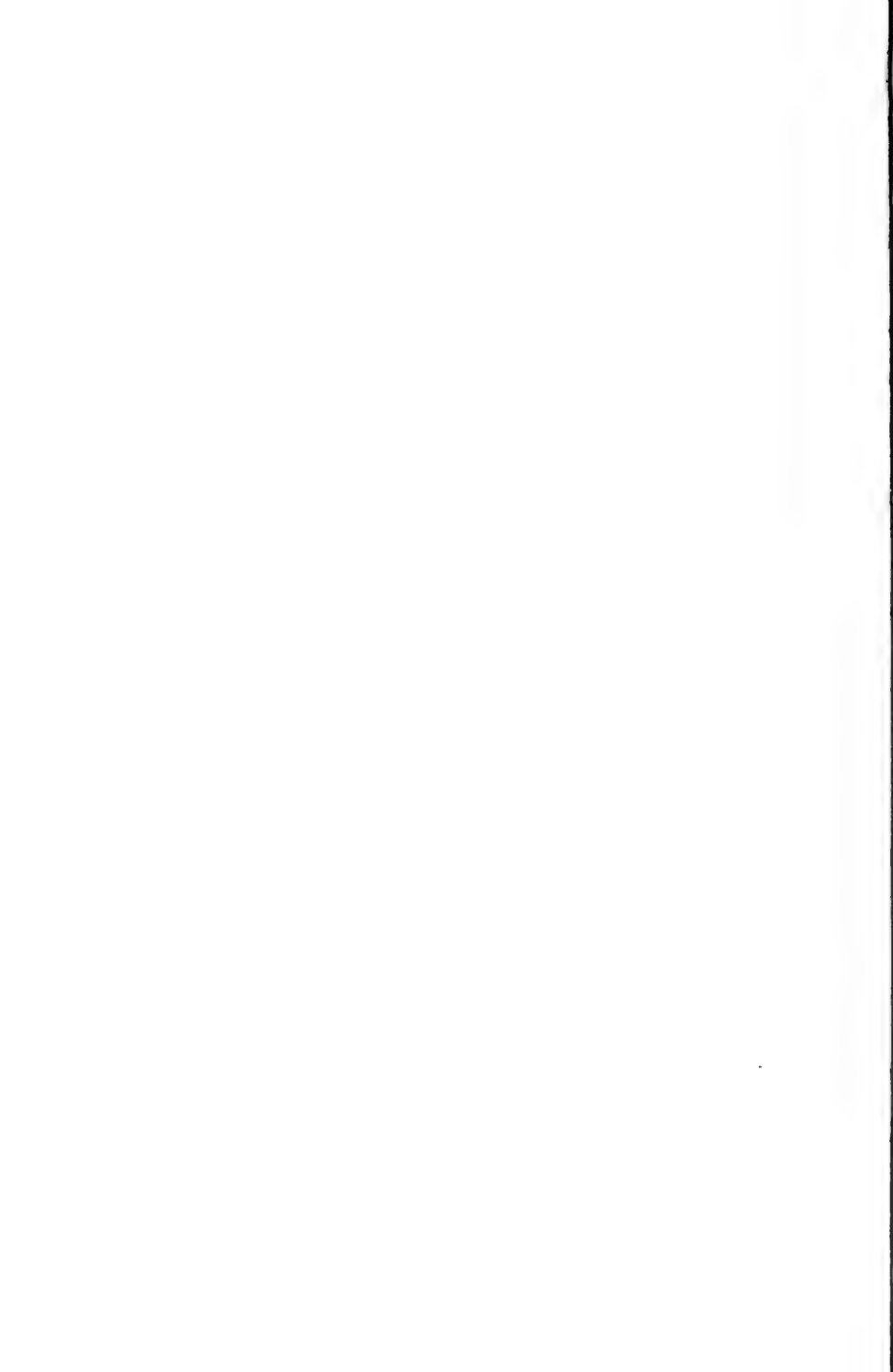
Fig. 247. Ebenso, 4. Tag.

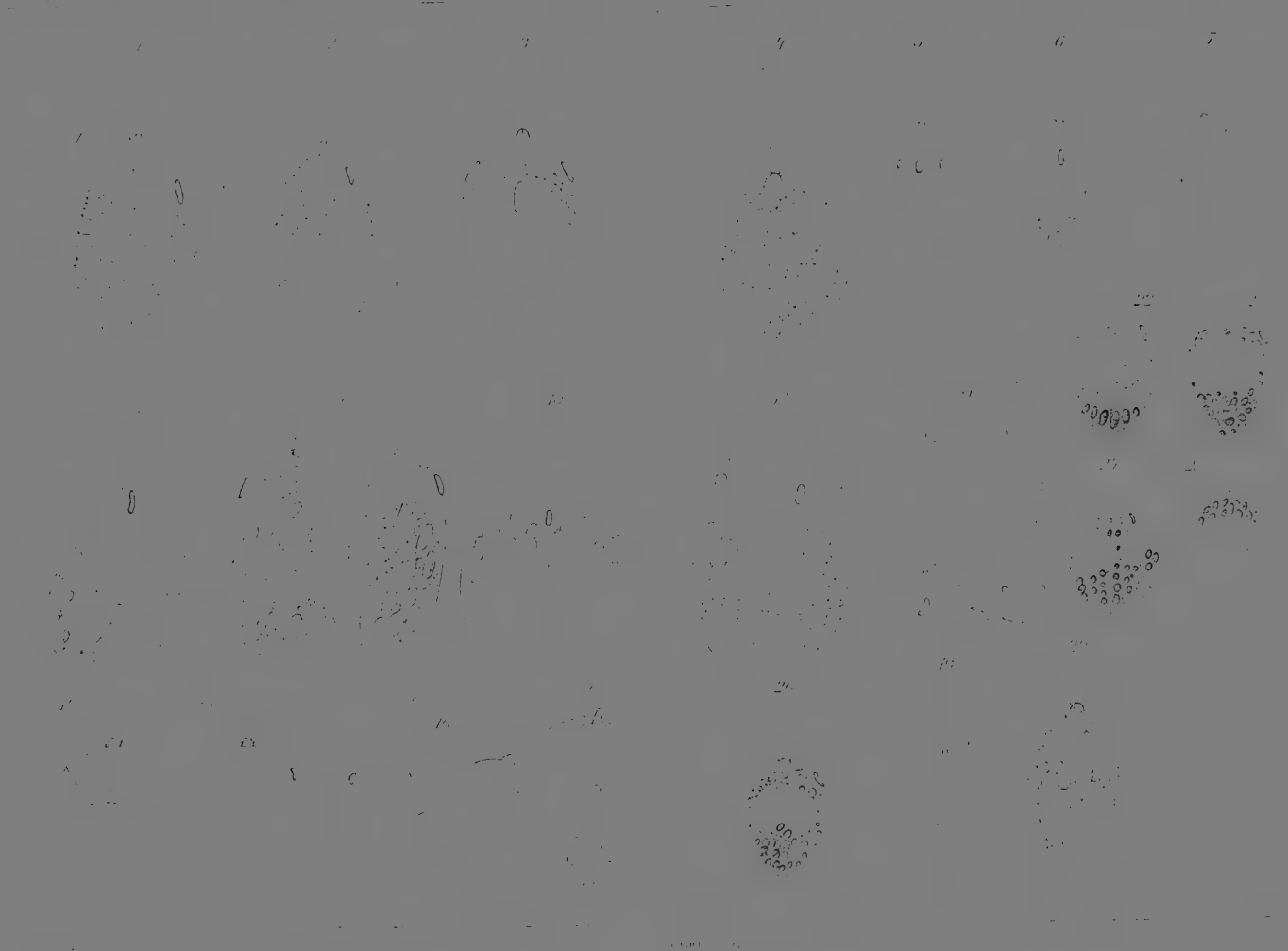
Fig. 248. Ebenso, 10.—14. Tag.

Fig. 249. Ebenso, 17. Tag.

Fig. 250. Ebenso, 20. Tag.



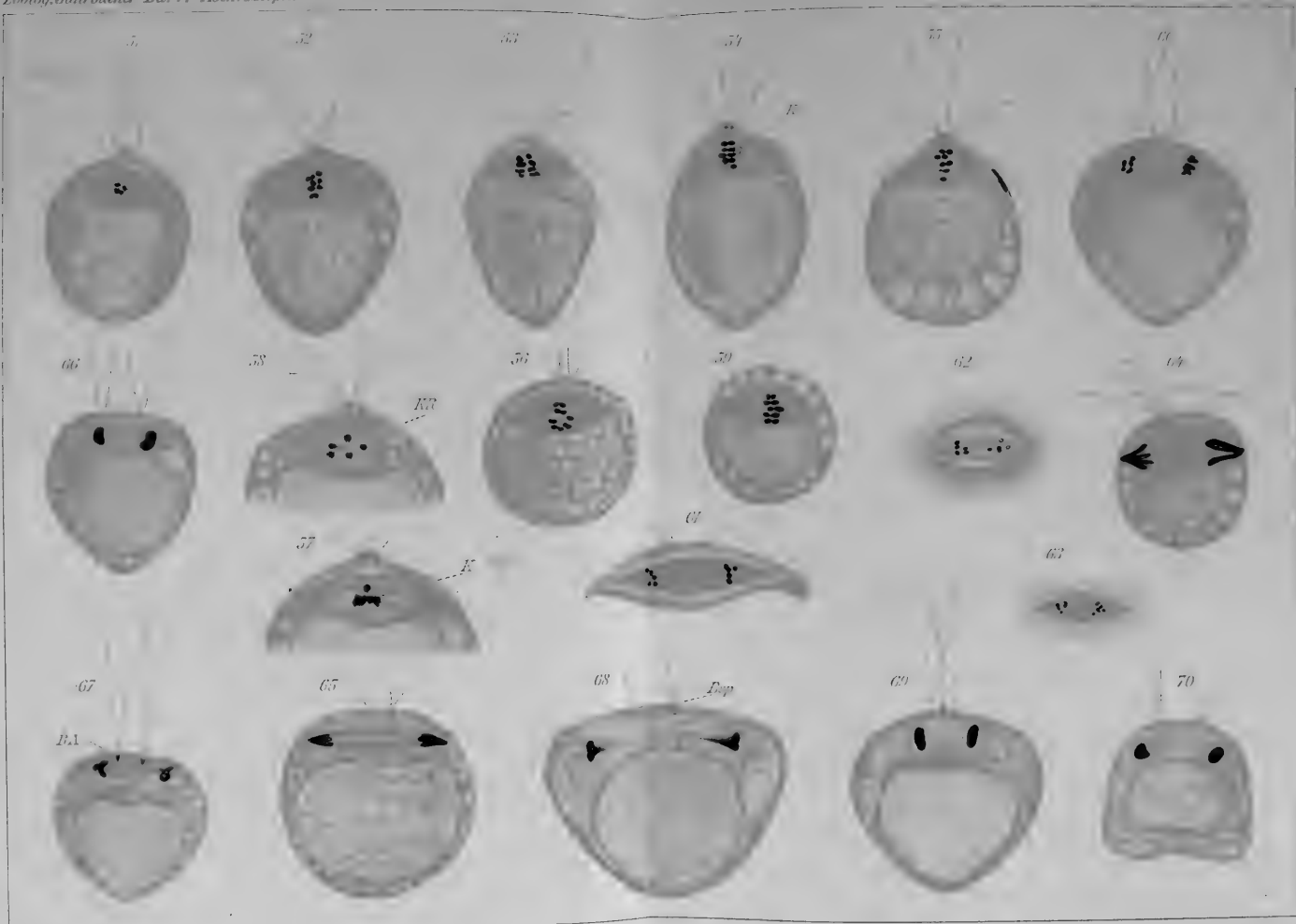




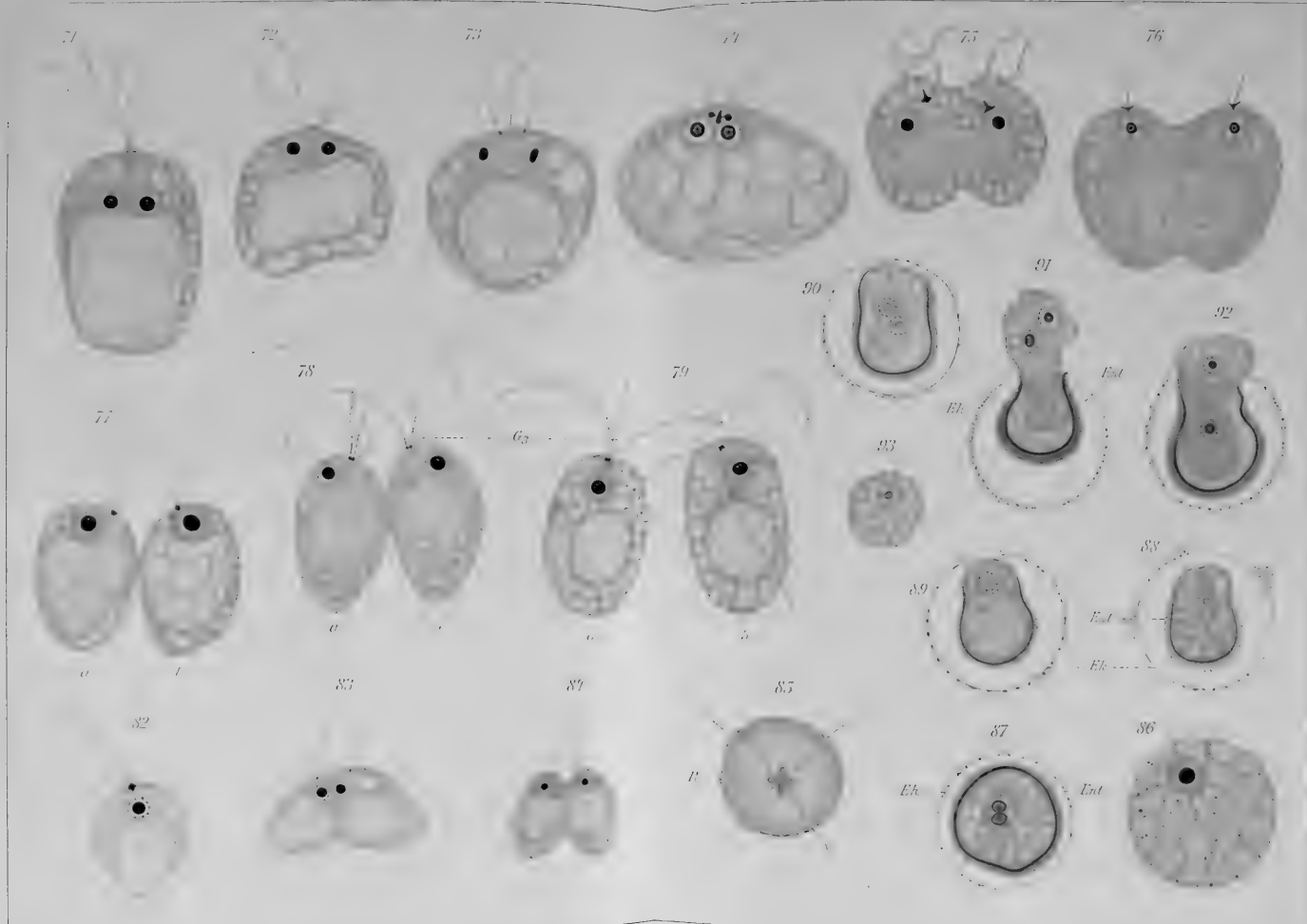




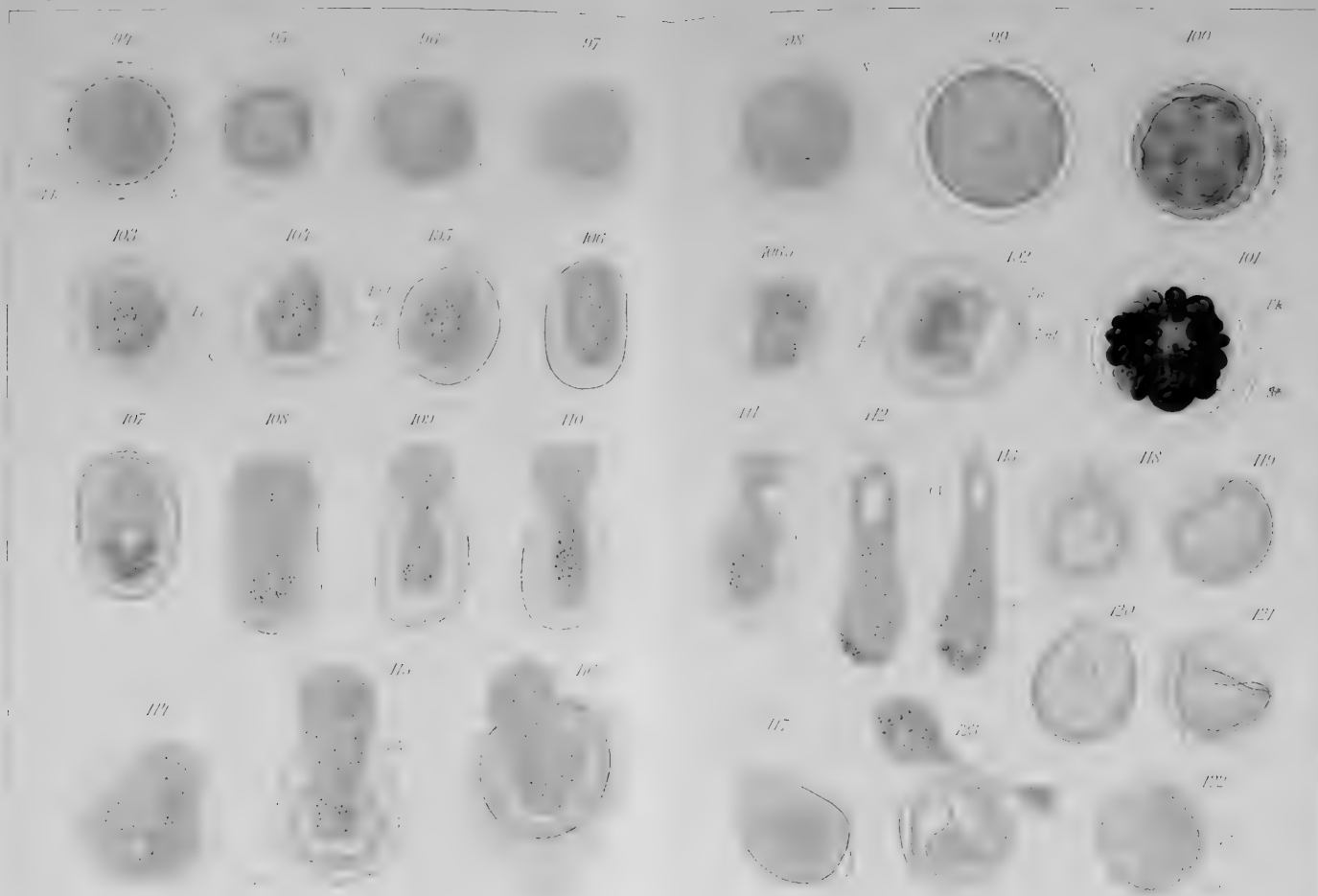




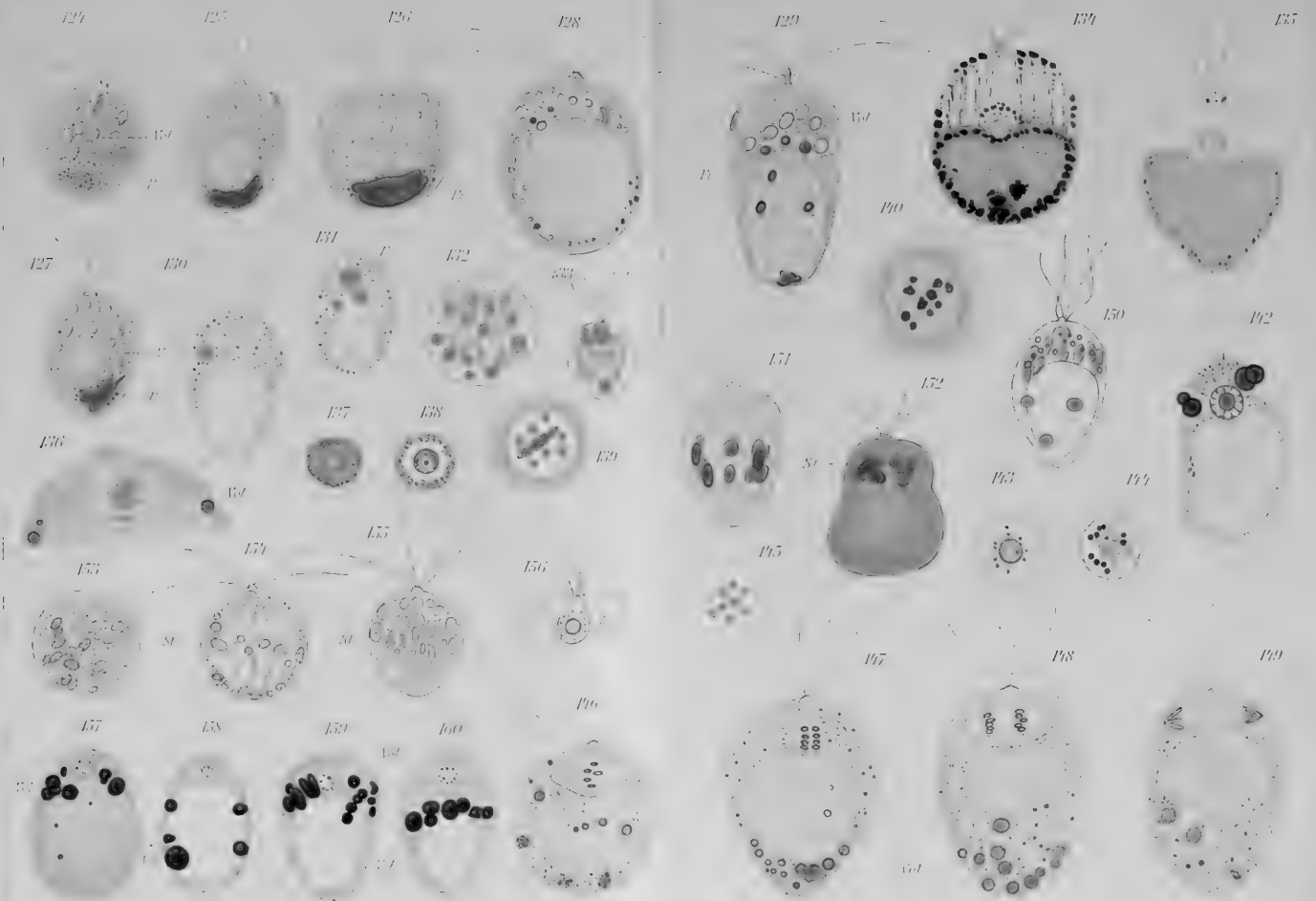




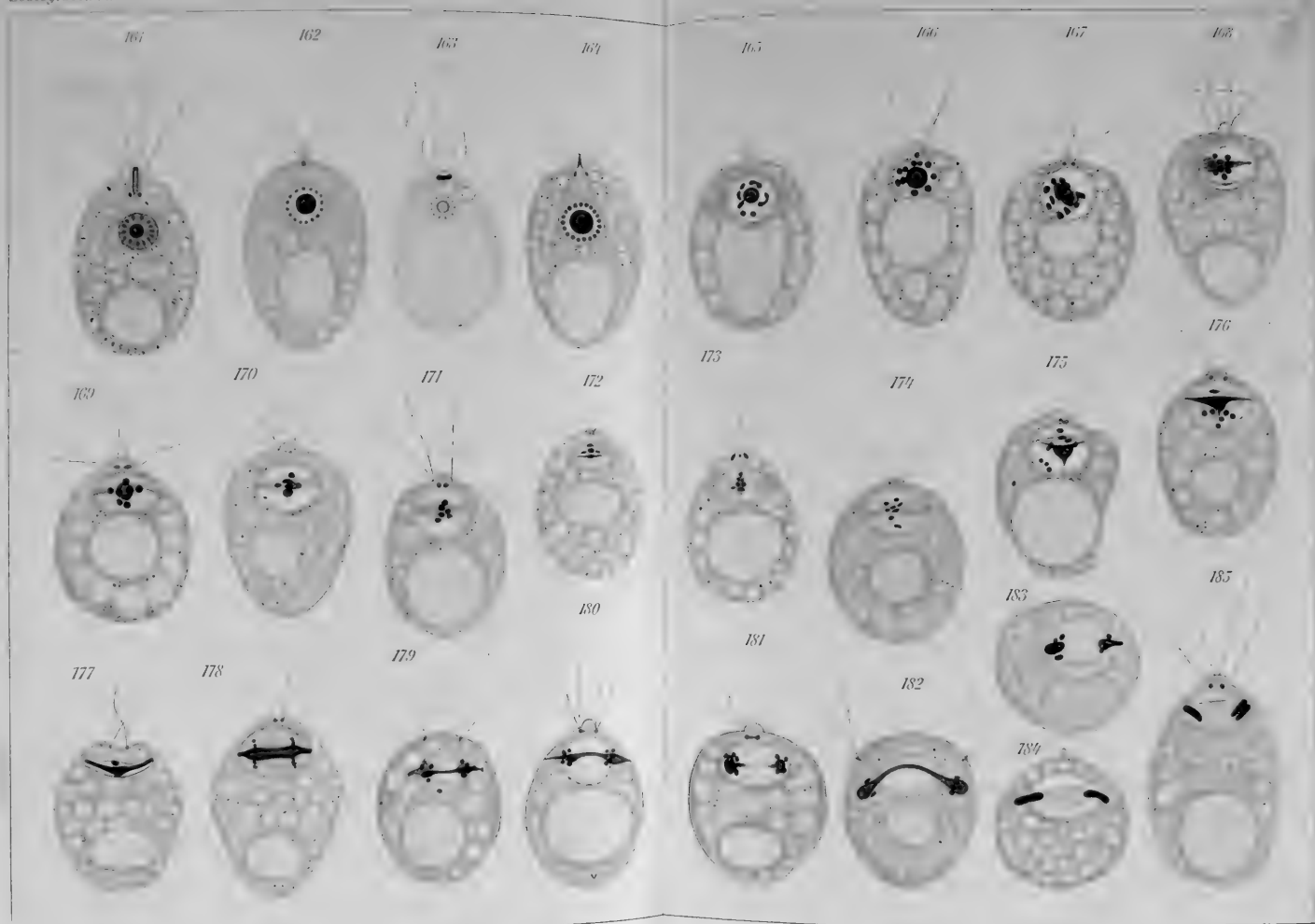




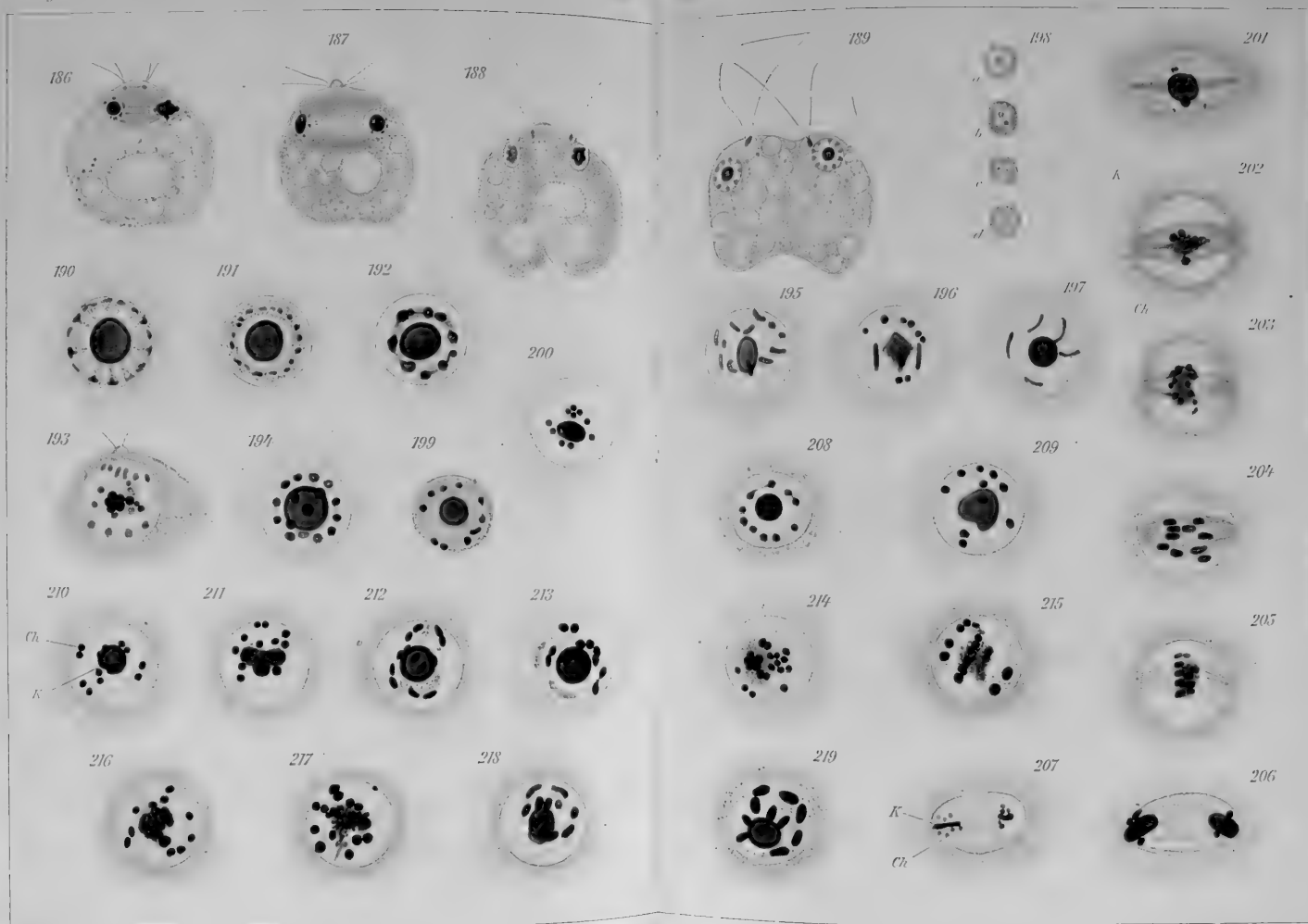










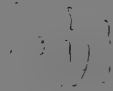




20

21

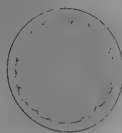
22



23

24

25

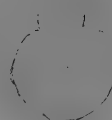


26

27

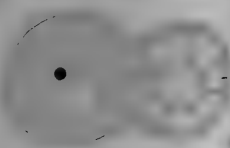
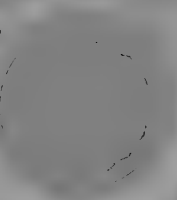
28

29

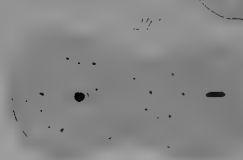
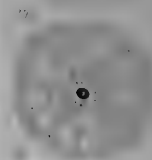


30

31



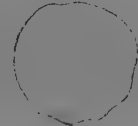
32



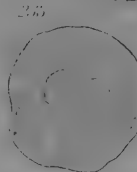
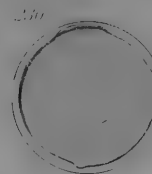
33



34



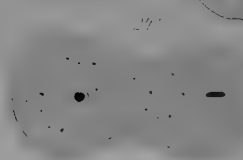
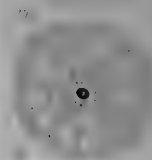
35



36



37





*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Eibildung der Ascidien.

Von

Walter Wernicke.

Mit Tafel 10–12.

Inhalt.

Einleitung.

Material und Methoden.

Geschichtliche Übersicht.

Eigene Beobachtungen:

I. Die Entwicklung der Ovarien.

II. Die Differenzierung der Keimzellen.

1. Das Keimepithel.

2. Die Differenzierungszone.

III. Die Eizelle.

1. Das Keimbläschen.

2. Das Eioplasma und die Dotterbildung.

IV. Die Follikelhüllen.

1. Das primäre Follikelepithel.

2. Die Sonderung der Testazellen durch die Chorionbildung.

3. Die Testazellen.

4. Das innere und äußere Follikelepithel.

Zusammenfassung der Beobachtungen.

Einleitung.

„Kein Vorgang in der gesamten Entwicklungsgeschichte der Tunikaten ist so häufig untersucht worden, wie die Bildung des

Ascidien-eies und seiner Hüllen, und auch die neueren Autoren weichen in wesentlichen Punkten so weit voneinander ab, daß ihre Angaben durchaus unvereinbar sind und sich nur durch Beobachtungsfehler auf der einen oder anderen Seite erklären lassen.“ Diesen Worten SEELIGER'S (in: BRONN, 1893—1911) muß man heute noch völlig zustimmen, wenn man sich die vorhandene Literatur ansieht.

Im Mittelpunkt fast aller dieser Abhandlungen steht die Testazellenfrage, die man wohl noch immer als eine offene bezeichnen muß. Seit der Entdeckung dieser Zellen schwanken nämlich die Ansichten über ihre Herkunft und Funktion dauernd, und jeder Autor schreibt ihnen eine andere Tätigkeit zu. Deshalb scheint es mir wichtig, daß die Entwicklung möglichst vieler verschiedener Gattungen und Arten genau und lückenlos beschrieben wird, damit aus den Einzeluntersuchungen durch Vergleich allgemeinere Schlüsse auf die Bedeutung der Testazellen gezogen werden können. Dazu kommt noch eine Unklarheit über die jüngsten Stadien der Eibildung, insbesondere über die Entstehung der Follikelzellen, die im Vergleich zu den späteren Stadien der Wachstumsphase weniger erforscht sind.

Um zur Klärung dieser Fragen einen bescheidenen Beitrag zu liefern, begann ich die Untersuchung von *Ascidia canina* O. F. MÜLL., da ihre Eientwicklung bisher nur kurz in der Arbeit von FLÖDERUS (1896) erwähnt und eine ganz spezielle Sache aus einem Vortrag von FLEMMING (1889) darüber veröffentlicht worden ist. Im Verlaufe der Untersuchungen stellte sich aber heraus, daß die von mir als *Ascidia canina* O. F. MÜLL. untersuchte Form keine andere als die schon so oft zur Erforschung dieser Verhältnisse herangezogene *Ciona intestinalis* LIN. ist. Als ich dies entdeckte, war ich jedoch schon zum Teil zu so von den bisherigen abweichenden Beobachtungen gekommen, daß es vielleicht nicht überflüssig ist, die Entwicklung des Ovarialeies von *Ciona* noch einmal zusammenhängend darzustellen, zumal ich auch gute Präparate von den bisher wenig behandelten jüngsten Stadien erhielt.

Während ich mit diesen Untersuchungen beschäftigt war, bot sich mir die Möglichkeit, außer der in der Kieler Bucht ebenfalls häufigen *Dendrodoa grossularia* BENED. auch noch einige Ascidien-Formen des Mittelmeeres zum Vergleich heranzuziehen. Herr Privatdozent Dr. KAUTZSCH hatte die Freundlichkeit, während seines Aufenthaltes in Neapel im Frühjahr 1914 die Ovarien der dort häufigsten Ascidien-Formen in den verschiedensten Flüssigkeiten für mich zu konservieren. Ich möchte es nicht versäumen, ihm an

dieser Stelle noch einmal meinen ergebensten Dank dafür auszusprechen.

Material und Methoden.

Für die Untersuchung wurden in der Hauptsache folgende 3 Arten herangezogen: *Ciona intestinalis* LIN., *Dendrodoa grossularia* BENED., *Phallusiopsis mammillata* CUV.¹⁾

1) Den Namen der untersuchten Tiere liegt die neueste Systematik der Tunicaten von HARTMEYER (BRONN, 1893—1911) zugrunde.

Ciona intestinalis L. gehört demnach zur Ordnung der *Dictyobranchia* SLGR., die HARTMEYER durch folgendes Merkmal definiert: „Kiemensack niemals mit typischen Falten, dagegen stets mit inneren Längsgefäßen.“ Die in Betracht kommenden Familien der *Phallusiidae* TRAUST. und *Cionidae* LAH. unterscheidet er folgendermaßen:

„*Phallusiidae*. Körper: meist rundlich, nur ausnahmsweise gestielt.

Dorsalfalte: mit glattem oder gezähntem Rande, aber niemals in Zungen aufgelöst.

Cionidae (mit nur der einen Gattung *Ciona*). Körper: langgestreckt, in der Regel nur undeutlich in einzelne Abschnitte gesondert.

Dorsalfalte: mit Zungen.“

Die für die *Cionidae* angegebenen Merkmale fand ich deutlich ausgeprägt vor und folge daher der Systematik HARTMEYER's, deren Durchführung zur Beseitigung der allgemeinen Verwirrung in der Ascidien-Nomenklatur mir nur ratsam scheint. Der Familienname geht zurück auf LAHILLE (1887), der Gattungsname *Ciona* auf FLEMING (1822). Die Art ist zum ersten Male 1767 von LINNÉ (1767) als *Ascidia intestinalis* beschrieben. Neun Jahre später nannte sie O. F. MÜLLER (1776) *Ascidia canina*. Unter diesem Namen schrieben KUPFFER (1870) und FLEMMING (1889) über das Tier. FLODERUS (1896) untersuchte es als *Ciona canina* mit der Begründung, daß diese Art „der *Ciona intestinalis* so nahe steht, daß sie etwa nur als eine Varietät derselben aufzufassen ist“ (p. 187).

Aus allem schälte nun HARTMEYER, den Nomenklaturregeln folgend, den Namen *Ciona intestinalis* L. heraus. Der Artnamen ist der ursprüngliche von LINNÉ (1767), wobei zu beachten ist, daß die vor 1758 erschienene Literatur nicht berücksichtigt ist. Der Gattungsname *Ascidia* mußte fallen, da diese Gattung, in der nach HARTMEYER (in: BRONN, 1893 bis 1911, p. 1400) LINNÉ, von ganz vereinzelt Ausnahmen abgesehen, alle einfachen Ascidien vereinigte, später in sehr verschiedene Gattungen, ja Familien geteilt wurde. Von diesen kommen für das in Frage stehende Tier 2 Familien in Betracht. HARTMEYER entschied sich aus den oben dargelegten Gründen und vorher auch schon FLODERUS (1896) für die Familie der *Cionidae* und somit für die Gattung *Ciona*.

Einfacher liegen die Verhältnisse bei der Festlegung des neuen Namens *Dendrodoa grossularia* BENED., synonym mit *Styelopsis grossularia* TRAUST.

Tabelle der in der Arbeit erwähnten Ascidien-Arten.

Alphabetisch geordnet nach den im Text stets gebrauchten neuen Namen, dahinter der am häufigsten angewendete alte Name.

<i>Ascidicella aspersa</i> MÜLL.	= <i>Phallusia scabroides</i> BENED. u. JULIN
<i>Caesira ampulloides</i> BENED.	= <i>Molgula ampulloides</i> VAN BENED.
— <i>manhattensis</i> KAY.	= <i>Molgula manhattensis</i>
<i>Ciona intestinalis</i> L.	ebenso
— <i>intestinalis</i> L.	= <i>Ascidia canina</i> O. F. MÜLL.
<i>Clavelina lepadiformis</i> MÜLL.	ebenso
— <i>rissoana</i> EDW.	ebenso
<i>Corella parallelogramma</i> MÜLL.	ebenso
<i>Dendrodoa grossularia</i> BENED.	= <i>Styelopsis grossularia</i> VAN BENED.
<i>Didemnum albidum</i> VERR.	= <i>Leptoclinum albidum</i>
<i>Holozoa occidentalis</i> RITT.	= <i>Distaplia occidentalis</i> RITT.
<i>Microcosmus echinatus</i> L.	= <i>Cynthia echinata</i> (LIN.) STIMPS.
— <i>vulgaris</i> HELL.	= <i>Cynthia microcosmus</i> SAV.
<i>Perophora listeri</i> WIEGM. (FORB.)	ebenso
<i>Phallusia fumigata</i> GRUBE	= <i>Ascidia fumigata</i> GRUBE
<i>Phallusiopsis mammillata</i> CUV.	= <i>Phallusia mammillata</i> CUV.
<i>Pijura dura</i> HELL.	= <i>Cynthia dura</i> SAV.
<i>Telhyum montereyense</i> DALL.	= <i>Styela montereyensis</i> DALL.
— <i>partitum</i> STIMPS.	= <i>Cynthia partita</i> STIMPS.
— <i>plicatum</i> LES.	= <i>Styela plicata</i> MACLEAY
— <i>rusticum</i> L.	= <i>Styela rustica</i> L.

Die Tiere aus der Kieler Bucht wurden in den Monaten Juni bis September in der Nähe der Boje C und dicht bei Laboe in ca. 10 m Tiefe gefunden und zum Teil an Ort und Stelle sofort im Boot konserviert, zum Teil ins Aquarium gesetzt, wo auch ein Teil gut überwinterte. *Ciona* ließ sich leicht aus der Tunica herausdrücken und wurde je nach der Größe ganz oder zerschnitten in die Konservierungsflüssigkeiten geworfen. Daneben wurden auch einige vorher mit Kokain betäubt, wobei man den Vorzug hat, daß

Das Tier wurde zum ersten Male als *Ascidia grossularia* von VAN BENEDEN (1847) beschrieben. Obgleich er sagt: „Il n'y a point de replis dans le sac branchial“, so geht doch aus den anderen Angaben hervor, daß er die in Frage stehende Art vor sich gehabt hat. Die große ursprüngliche Gattung *Ascidia* wurde nun allmählich aufgelöst und in viele Familien und Gattungen geteilt, von denen das Tier nach HARTMEYER der zuerst von MACLEAY (1824) beschriebenen Gattung *Dendrodoa* zufällt.

Auch die übrigen Ascidien benenne ich aus den oben dargelegten Gründen nach der neuen Systematik, konnte jedoch die Berechtigung der Namenänderung nicht nachprüfen, da mir das nötige Material dazu fehlte.

die Tiere gestreckt bleiben und leicht zu orientieren sind. Die Erhaltung der Gewebe war bei den ohne Tunica konservierten Tieren stets besser und allein Präparate von so behandelten Tieren für die Untersuchung feinerer Strukturen brauchbar. *Dendrodoa*, dessen Tunica lederartig, zäher, fester und inniger mit dem Tiere verwachsen ist, wurde einfach aufgeschnitten, was bei der Kleinheit des Objekts auch völlig genügte.

Zur Konservierung wurden folgende Flüssigkeiten verwendet: VAN LEUVEN's Gemisch, Pikrinsublimatessigsäuregemisch nach BLUNTSCHLI (1904, p. 393), ZENKER'sche Lösung kalt und ca. 50° C warm, HERMANN'sches Gemisch, FLEMMING'sche Lösung und die sogenannte schwache FLEMMING'sche Lösung, die man erhält, wenn man die normale FLEMMING'sche Lösung um die Hälfte mit Wasser verdünnt. Von allen Flüssigkeiten konservierte die FLEMMING'sche Lösung am besten, und zwar eignet sich für die jungen Stadien die schwache Lösung besser als die starke. Gute brauchbare Präparate lieferten auch die mit ZENKER konservierten Stücke. Die HERMANN'sche Lösung schwärzte zu sehr; die beiden übrigen konservierten das Keimbläschen gut, ließen aber schlecht die Zellgrenzen erkennen und wurden daher seltener berücksichtigt.

Zum Einbetten wurde stets nur Paraffin verwandt, und zwar schnitt ich die Ovarien allein, so lange es irgend möglich war, sie unter der Lupe herauszupräparieren. Auf diese Weise erhielt ich leicht dünne Schnitte. Ihre Dicke betrug gewöhnlich 5 μ , für besondere Zwecke aber auch nur 2–3 μ .

Zum Färben diente in der Hauptsache Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN für die FLEMMING-Präparate, daneben zur Doppelfärbung Eosin und Lichtgrün. Ferner wurden verwendet Safranin allein oder verbunden mit Lichtgrün und schließlich auch DELAFIELD's Hämatoxylin.

Besonderheiten in der Technik sind an den betreffenden Stellen im Text angegeben.

Geschichtliche Übersicht.

Die Resultate der bisherigen Erforschung der Ascidien-Eientwicklung geben FOL (1884) und FLODERUS (1896) in Form kurzer Referate über die einzelnen bis dahin erschienenen Abhandlungen. Ich will daher aus den älteren Arbeiten nur die Hauptgesichtspunkte erwähnen und auf die seitdem erschienenen neueren etwas genauer eingehen.

Die Hauptfrage in fast allen Untersuchungen ist die nach der Herkunft der Follikelhüllen, die nach der Ansicht der einen meist älteren Autoren aus dem Ei selbst stammen, während die anderen sie aus dem primären Follikelepithel hervorgehen lassen, das sich um jedes Ei herum aus den schon in den Keimzonen zwischen den jungen Eiern liegenden Follikelmutterzellen bildet.

Für eine extraovuläre Entstehung der Follikelzellen treten ein: KOWALEWSKY (1866, 1871), STEPANOFF (1869), GANIN (1870), USSOW (1875), GIARD (1881), SEELIGER (1882), VAN BENEDEN u. JULIN (1887), MAURICE (1888), MORGAN (1891), JULIN (1893), SALENSKY (1895), CAULLERY (1894), FLODERUS (1896), BANCROFT (1899), BLUNTSCHLI (1904), SCHAXEL (1910).

Die folgenden, im wesentlichen älteren Untersuchungen nehmen einen intraovulären Ursprung sämtlicher Follikelhüllen oder nur der Testazellen an; und zwar lassen FOL (1877, 1883, 1884), ROULE (1883, 1884) und SABATIER (1883a, 1883b, 1884) alle Follikelhüllen aus dem Ei entstehen, während nur die Testazellen folgende Autoren daraus ableiten: KUPFFER (1870, 1872), METSCHNIKOFF (1872), GIARD (1872a, 1872b), SEMPER (1875), PLAYFAIR (1882), ROULE (1885), MAURICE und SCHULGIN (1884), v. DAVIDOFF (1887, 1889—1891) und PIZON (1893, 1896).

Nachdem nun durch die Untersuchungen von SEELIGER (1882), VAN BENEDEN u. JULIN (1887) und MAURICE (1888) definitiv die extraovuläre Entstehung der Follikelzellen und die Abstammung der Testazellen von diesen festgestellt war, wandte sich die neuere Forschung mehr der Bedeutung der verschiedenen Zellarten und der genaueren Feststellung der Vorgänge bei der Entstehung zu. Man hielt ja die Testazellen bis zum Jahre 1873 für die Bildner der Tunica. Als dann O. HERTWIG (1873) diese Ansicht widerlegte, nahm man die Frage wieder auf und entschied sich bald für die oogenetische Bedeutung: O. HERTWIG (1873), SEMPER (1875), SEELIGER (1882), PLAYFAIR (1882), VAN BENEDEN u. JULIN (1887), v. DAVIDOFF (1889), PIZON (1896), HEIDER (1893), FLODERUS (1896), BANCROFT (1899), METCALF (1900), LUBOSCH (1901), BOURNE (1904), BLUNTSCHLI (1904), SCHAXEL (1910). Welcher Art nun aber die speziellere Bedeutung und Tätigkeit dieser Zellen bei der Eientwicklung ist, darüber sind die Autoren bis heute ebenso verschiedener Ansicht wie über die Art und Weise der Ableitung der Testazellen von den Follikelzellen.

Nach der zusammenfassenden Darstellung von KORSCHULT u.

HEIDER (1893) umgeben das reife Ascidien-Ei folgende, von außen nach innen geordnete Hüllen: die Basalmembran des Follikels, das äußere Plattenepithel, das eigentliche Follikelepithel (Schaumzellenschicht), das Chorion, die Testazellenschicht. Alle gehen aus dem primären Follikelepithel hervor, das von indifferenten Zellen des Keimepithels gebildet wird. Die jungen Oocyten drängen sich nach den Ausführungen in dem Kapitel „Eibildung“ des allgemeinen Teiles (1902) über die Wand des Ovariums hervor und nehmen dabei einige Epithelzellen mit sich, die sich vermehren und schließlich eine kontinuierliche Schicht um das Ei und einen hohlen Verbindungsstiel bilden, so daß das Ei gleichsam in einer Aussackung des Ovarialschlauches liegt. Einzelne Zellen des primären Follikelepithels rücken in das Zellplasma hinein und werden zu Testazellen. Das Follikelepithel differenziert sich in eine innere und äußere Schicht, von denen die erstere bei den sich im freien Wasser entwickelnden Eiern zur Schaumzellenschicht wird, während die andere stets im Ovarium zurückbleibt.

Nach FLODERUS (1896) ist die erste Anlage des Ovariums von *Ciona intestinalis* L. ein durch Anhäufung wahrscheinlich mesenchymatischer Zellen gebildetes Syncytium, in dem bald eine Höhlung auftritt, die nach der Außenseite des Tieres zu von einem Plattenepithel, nach innen von einer mehrfachen Zellenschicht umgeben ist. Diese Anlage teilt sich bald in Hoden und Ovarium, indem zwei durch ein Plattenepithel getrennte Keimzonen angelegt werden. Diese beiden Keimzonen hat er auch bei *Clavelina*, *Dendrodoa*, *Tethyum rusticum* L. und *Microcosmus echinatus* L. gefunden. Danach erfolgt bei sämtlichen untersuchten Tieren eine Lappenbildung, außer bei *Clavelina* und *Dendrodoa*. Die Keimzonen der embryonalen Stadien zeigen nur gleichartige Zellen; im Keimepithel ausgebildeter Ovarien findet er 3 Zellarten, die eben erwähnten gleichartigen und, aus ihnen hervorgegangen, junge Ei- und Follikelzellen. Die letzteren umgeben das Ei, zuerst nur wenige an der Zahl, später bilden sie eine kontinuierliche Schicht, die durch einen Stiel mit dem Keimepithel verbunden bleibt. Die ursprüngliche Follikelzellhülle scheidet nach außen und nach innen eine Membran ab; die innere ist das Chorion. Bei den Eiern derjenigen Tiere, die sich im freien Wasser entwickeln, wachsen die Follikelzellen zu Papillen aus; dabei sollen die Kerne degenerieren und das Plasma sich vacuolisieren. Die Testazellen sind Follikelzellen, die durch das Chorion hindurch in das Plasma der Eizelle wandern. Sie sind rudimentäre Organe, die

keine bedeutendere Rolle spielen und sehr oft degenerieren. Das äußere Follikelepithel entsteht durch Abspaltung von dem inneren, ist sehr flach, degeneriert bald und bleibt, wenn das Ei das Ovarium verläßt, in diesem zurück. In der Eizelle findet er im Kern einen Nucleolus und oft auch Nebennucleolen. Das Plasma ist bei jungen Eiern von feinen, sich mit Hämatoxylin färbenden Körnchen angefüllt. Später treten die sogenannten intravitellinen Körperchen darin auf, die von Nebennucleolen abstammen sollen. Die Dotterbildung beginnt zentral am Keimbläschen.

BANCROFT (1899) findet bei *Holozoa occidentalis* RITT. im wesentlichen die Vorgänge so, wie sie von VAN BENEDEN u. JULIN (1887) für *Perophora listeri* WIEGM. (FORB.), *Clavelina rissoana* EDW. und *Ascidella aspersa* MÜLL. und von FLODERUS (1896) für *Ciona intestinalis* L. beschrieben worden sind. Nur werden hier die Sexualorgane bereits auf viel früheren Stadien der Entwicklung angelegt und sind dicker und massiger; meistens bilden sie bei der Trennung in Hoden und Ovarien noch eine zusammenhängende, feste, solide Zellennasse. Die Theorie von der Duplizität der Keimzonen kann er nicht bestätigen. Die Testazellen entstehen durch Abspaltung von den Follikelzellen und dienen zur Ernährung des Eies. Das sekundäre Follikelepithel spaltet sich in ein inneres und ein äußeres, von denen das innere den Embryo umgibt, während das äußere beim Austritt des Eies aus dem Ovarium ein Corpus luteum bildet, das später degeneriert. Das Plasma der jungen Eizelle ist von ziemlich großen für Kernfarben empfänglichen Granula angefüllt, die später an Größe und Färbbarkeit abnehmen. Die Dotterbildung sah er oft peripher beginnen, und wo der Dotter entstand, war sämtliches Cytoplasma darin zerfallen und nichts zwischen den einzelnen Dotterkugeln zu finden. Das Keimbläschen enthält zunächst kleine, gleichartige, meistens am Rande befindliche Chromatinkörperchen, von denen eins zum Nucleolus wird. Mit der beginnenden Dotterbildung nimmt das Keimbläschen im Verhältnis zum Ei an Größe ab, und der Rand ist durch die Dottermassen zerklüftet, eine Folge der regen Tätigkeit des Keimbläschens bei der Dotterbildung. Der Nucleolus besteht später aus einer Medulla und Cordex, und es finden sich stark lichtbrechende Körnchen darin, die aus Nuclein bestehen.

CRAMPTON (1899) beschreibt die Dotterbildung im Ei von *Caesira manhattensis* KAY. Schon in sehr jungen Oocyten findet er seine „yolk-matrix“, eine Ansammlung aus Albumin bestehender Körnchen, die dem Keimbläschen wie eine Kuppe aufsitzen und vom Kern

selbst oder doch unter seinem direkten Einfluß gebildet sind. Diese Körnchen verteilen sich dann und liegen in den Alveolen des sich vacuolisierenden Protoplasmas. Darauf geht von diesen Körnern die Bildung der Dottersphären aus, die er ausdrücklich von der Alveolar-Substanz unterscheidet. Diese also an bestimmten Stellen gebildeten Dottersphären verbreiten sich schließlich über das ganze Cytoplasma und bilden dann die eigentlichen Deutoplasmasphären.

METCALF (1900) beobachtet an degenerierenden *Didemnum albidum* VERR., daß den nicht sehr großen, dotterlosen Eiern die Follikelhüllen fehlen, die ebenso wie der Dotter bei normalen Tieren immer vorhanden sind. Dagegen finden sich im Plasma viele aufgenommene, zum Teil auch schon zerfallene Zellen. Das sind junge Eier oder Follikelzellen, die bei der beginnenden Degeneration in großen Mengen als Nahrung den Eiern zugeführt werden. — Ebenso findet er Salpenblastomeren, in die Follikelzellkerne hineingewandert sind.

DE SELYS-LONGCHAMPS u. DAMAS (1901) finden bei *Caesira ampulloides* BENED. auf jeder Seite des Tieres eine hermaphroditische Geschlechtsdrüse, von denen die auf der linken Seite, wo sich der Verdauungstractus befindet, immer weniger gut ausgebildet ist. Die Entstehung beginnt mit einer Anhäufung von mesodermatischen Zellen, in denen eine Höhle auftritt; dann erfolgt die Teilung in Ovarium und Hoden. Eine Verbindung mit der Cloake durch einen Zellenstrang, den späteren Ausführungsgang, findet sich nicht. Auf der nach außen gelegenen Seite begrenzt das Ovarium ein Plattenepithel, nach innen ein mehrschichtiges Keimepithel, das nie eine Trennung in zwei Keimanlagen zeigt. Es findet sich auch auf keinem Stadium der Entwicklung ein Epithel, das das Ovarium umgibt. Die ausgewachsene Geschlechtsdrüse ist unten in 3 Lappen geteilt, das Plattenepithel mit Cilien versehen, und die einzelnen Eier sind durch einen Follikelstiel mit dem Keimepithel verbunden.

SALENSKY (1902—1903 u. 1904) untersuchte folgende Appendicularien: *Oikopleura vanhoeffeni* LOHMANN. Er findet runde, lebhaft gefärbte, im ganzen Ovarium zerstreute, junge Eizellen, dazwischen schwächer gefärbte von unbestimmter Form „cellules parenchymateuses“. Eine die Eizellen umgebende Membran hat er nicht beobachtet, vermutet aber ihr Vorhandensein. Die cellules parenchymateuses sind amöboid und umgeben die Eizellen als Nährzellen, ähnlich wie die Follikelzellen bei den Ascidien. — *Oikopleura rufescens* FOL. In sehr kleinen Tieren findet sich eine Anhäufung von Zellen, die von den sie umgebenden nicht zu unterscheiden sind. Dieser

Zellenhaufen zerfällt in 3 Organe, 2 Hoden und 1 Ovarium, an dem man abgeplattete, das Organ umgebende Zellen deutlich von zentralen unterscheiden kann. Aus den letzteren gehen sowohl die jungen Eier wie die den „cellules parenchymateuses“ von *O. vanhoeffeni* entsprechenden „cellules polyédriques“ hervor. Die jungen Eizellen unterscheiden sich von den letzteren durch die lebhaftere Färbung ihres Protoplasmas, das fein granuliert und um den Kern herum dichter als am Rande ist. Ihre Kerne sind heller als die der „cellules polyédriques“. Bei diesen färben sich die Kerne dunkel und das Plasma bleibt heller. Sie haben im Gegensatz zu den „cellules parenchymateuses“ von *O. vanhoeffeni*, die Pseudopodien tragen, stets bestimmte polyedrische Form, im übrigen aber wohl die gleiche Funktion. — *Fritillaria pellucida* BUSCH. Das Ovarium besteht zunächst aus einer protoplasmatischen Masse, in der wenige große und mehrere kleine Kerne liegen. Das Ganze ist umgeben von einem Plattenepithel. Die großen Kerne unterscheiden sich von den kleineren durch das Fehlen einer Membran und intensivere Färbung ihres „nucleoplasma“. Die kleineren Kerne finden sich immer in der Nähe oder direkt an der Peripherie des Ovariums. Diejenigen von ihnen, die dort von Epithelzellen umgeben werden, sind die zukünftigen Eizellen. Das Chromatin ist wie die Reifen eines Fasses angeordnet. Die Bedeutung der großen Kerne, vor allen Dingen, ob sie, wie BOLLES LEE (1884) und M. DAVIDOFF (1889—1891) behaupten, die kleinen Kerne hervorbringen, hat er nicht feststellen können. Die Eizellen bilden dann auf einem späteren Stadium eine geschlossene Schicht an der Peripherie des Ovariums. Ihr Plasma ist gegen das Syncytium, dem es entstammt, abgegrenzt; in diesem liegen unverändert die großen Kerne. Noch später findet er die Eizellen bedeutend gewachsen, über den Rand des Ovariums herausgetreten und nur noch durch einen sehr engen Strang mit ihm in Verbindung. — *Fritillaria borealis* LOHMANN. Auch hier ist das Ovarium ein Syncytium, in dem in der Mitte große Kerne liegen, die nach dem Rande hin kleiner werden. Die großen Kerne unterscheiden sich von denen der *F. pellucida* durch klares „nucleoplasma“ und sehr dichtes, regelmäßiges Chromatinnetz. Dieses besteht in der Mitte aus einer verschieden gestalteten Substanzanhäufung, die nach allen Richtungen hin fadenförmig ausstrahlt und schließlich die Kernmembran bildet. Ähnlich ist die Struktur aller Kerne, die nach dem Rande hin immer kleiner und schließlich zu den Kernen desjenigen Epithels werden, welches das Ovarium

umgibt. Oft beobachtet er Kernteilungen und folgert daraus, daß die nach außen liegenden, immer kleiner werdenden Kerne durch Teilung und nicht, wie BOLLES LEE (1884) angibt, durch Knospung aus den inneren entstanden sind. Die Bildung der eigentlichen Eizellen geschieht dann genau so wie bei *F. pellucida*. Ob das Syncytium mit seinen großen Kernen zerfällt und den Eizellen zur Nahrung dient, hat er nicht beobachtet; es ist aber, nach den Verhältnissen bei den anderen Fritillarien und besonders den Vorgängen bei der Samenbildung zu urteilen, sehr wahrscheinlich.

KOROTNEFF (1905) hat an Eiern von *Pyrosoma* beobachtet, wie Blastocyten Testazellen ganz oder zerfallen in sich aufnehmen. Der Kern dieser Testazellen ist immer homogen gefärbt und hat wahrscheinlich jede Vitalität verloren.

BLUNTSCHLI (1904) findet im Keimepithel des Ovariums von *Microcosmus vulgaris* HELL. undifferenzierte Zellen, in anderen Partien sind Eier und Follikelzellen deutlich zu unterscheiden. Von den primären Follikelzellen treten einige aus dem Verbande heraus und wandern als Testazellen in das Ei, wo sie immer am Rande liegen. Ebenso bilden sich einige Follikelzellen, indem sie sich abplatteten, zur äußeren Follikelepithelschicht um, die beim Ablegen des Eies im Ovarium zurückbleibt. Im Plasma der Zellen des inneren Follikel-epithels treten mit Lichtgrün sich stark färbende Niederschläge auf, die er als Nährmaterial für die Zelle deutet. Auf dieses Stadium aktiver Zelltätigkeit folgt eine Volumenvermehrung, starke Zunahme der Niederschlagsmassen und Abnahme der Färbbarkeit des Kerns; dies deutet er als Degenerationerscheinung. In den Testazellen sieht er eine Anhäufung „saphraninophiler Kugeln“; die Frage nach ihrer Bedeutung läßt er offen. Das Plasma des Eies ist von Mitochondrien erfüllt, die er als „echte Differenzierungen des Plasmas“ ansieht, da ihre anderweitige Herkunft nicht bewiesen ist. Sie sind vielleicht bei der Dotterbildung von Bedeutung, jedoch scheinbar „mehr der Ausdruck einer physikalisch bedingten Plasmaorganisation als der eines chemisch bedeutsamen Körpers“ (p. 437). Auch die Beteiligung des Keimbläschens bei der Ausfällung des Dotters schließt er aus und glaubt den dotterbildenden Faktor im Ooplasma selbst suchen zu müssen.

CONKLIN (1905) findet auch die „yolk-matrix“ von CRAMPTON (1899). Die Testazellen sind eingewanderte Follikelzellen und sollen bei *Ciona* in den ausgewachsenen Ovarialeiern in Nestern von 3—8 Zellen zusammen liegen; die von *Tethyum* enthalten Dotter-

kugeln. Das Chorion entsteht aus einer vom Ei und den Testazellen abgeschiedenen Substanz.

MARECHAL (1907) kann nicht entscheiden, ob die kleinsten von ihm in Ovarien von *Ciona intestinalis* L. beobachteten Zellen Oogonien oder Oocyten sind. In etwas größeren findet er die Kerne von chromatischen Fäden durchzogen und schließlich das Synapsisstadium, in dem diese Fäden an einer Seite des Kernes eine Art Korb bilden. In noch etwas größeren Zellen kleidet eine Anzahl dichter Fäden die Kernmembran innen aus, und oft sind diese durch andere Fäden mit dem Chromatinnucleolus verbunden. Das Plasma der Eizelle fängt jetzt an, sich mit Hämatoxylin zu färben. Die Chromosomen schicken sich zu einer Längsspaltung an, die aber nicht zustande kommt; sie breiten sich im Kern aus.

SOMMER (1905) findet am überlebenden Ovarialei von *Ciona*, daß die Membran des Keimbläschens beim Verdunsten der Untersuchungsflüssigkeit und auch beim Zusatz von Salzlösungen verschiedener Konzentration ein welliges Aussehen zeigt, ja sogar lange Pseudopodien aussendet. Daraus schließt er, daß derartige an älteren fixierten Eiern beobachtete Erscheinungen auf den Einfluß des Konservierungsmittels zurückzuführen sind. Die Dotterablagerung sieht er immer in der Nähe des Kernes beginnen. Im Keimbläschen findet er selten 2, dann aber sehr ungleich große Nucleolen. Durch die Einwirkung von Salzlösungen verschiedener Konzentration sieht er die Vacuolen im Keimfleck größer oder kleiner werden, resp. entstehen oder verschwinden. Er hält ihn daher für ein Wabenwerk.

SCHAXEL (1910) findet bei *Ciona intestinalis* L. die jüngsten Oocyten im Spiremstadium des Kernes und ihr Plasma in Achromasie. Darauf lockert sich das Chromatin des Kernes auf, und dieser gelangt in den Netzzustand des aufgelockerten Chromatins oder der Chromatinemission. Es beginnt das Chromatin nämlich, „in feinster Verteilung zur Kernmembran zu gelangen, diese zu durchdringen oder durch sie ausgeschieden zu werden, wodurch das Plasma in den Zustand der Chromasie gelangt. Im Kern erscheint das Chromatin nun fädig geformt, während im Plasma unter dem Einfluß der eingewanderten Chromidien die Dotterbildung beginnt, mit deren Abschluß das Plasma sich im Zustande der sekundären oder vitellinen Achromasie befindet. Das bei der Dotterbildung übrigbleibende Plasmachromatin wird von den Testazellen durch Phagocytose verzehrt, und diese verfallen dann der Degeneration. Er nennt diesen Fall, „wo Zellen gleichsam hilfeleistend für einige

Zeit der Eibildung beistehen, auxiliäre Eibildung, als einen Spezialfall der follikulären Eibildung“.

Eigene Beobachtungen.

I. Die Entwicklung der Ovarien.

Als erste Anlage der Geschlechtsorgane vereinigt sich eine Anzahl Mesenchymzellen zu einem kompakten Zellenklumpen, der bei *Ciona* nach FLODERUS (1896) ein Syncytium sein soll. In diesem Zellenhaufen entsteht eine Höhlung, die nach der Außenseite des Tieres zu nur von einem Plattenepithel begrenzt ist. Dieses Gebilde ist das sogenannte primäre Geschlechtsbläschen; aus ihm entstehen Ovarium und Hoden, wie VAN BENEDEN u. JULIN (1887) zum ersten Male an *Perophora listeri* WIEGM. (FORB.), *Ascidiella aspersa* MÜLL. und *Clavellina rissoana* EDW. nachgewiesen haben. FLODERUS konnte diese Art der Entstehung der beiden Geschlechtsdrüsen auch für *Ciona* bestätigen, wenn es ihm auch nicht gelungen ist, „den allerersten Abschnitt der Spaltung der gemeinschaftlichen Anlage in zwei Teile, das embryonale Ovarium und den embryonalen Hoden nachzuweisen“. In dem embryonalen Ovarium, das wir von jetzt ab allein berücksichtigen wollen, sollen nun nach VAN BENEDEN u. JULIN zwei getrennte Keimepithelien vorhanden sein, die den beiden Ovarien der Vertebratenembryonen analog sind, während das dazwischenliegende Plattenepithel dem Peritonealepithel entspricht. Diese Theorie wird von FLODERUS auf Grund seines Befundes (fig. 5 u. 6, tab. 10) auch auf *Ciona* angewendet. Es ist ihm aber selbst auffällig, daß die oben genannten Verfasser bei der der *Ciona* nahe verwandten *Ascidiella aspersa* MÜLL. „nichts von einer Sonderung des Keimepithels in zwei gesonderte Parteen erwähnen. Nach ihnen nimmt der anfangs gerundete Ovarialsack eine unregelmäßige Form an, indem seine Wand an verschiedenen Stellen schwache Einbuchtungen erhält, wodurch die erste Andeutung einer Lappenbildung entsteht“ (FLODERUS, 1896, p. 181).

Es ist das Verdienst SEELIGER's (in: BRONN, 1893—1911), zum Teil durch Umdeutung der vorhandenen Figuren von VAN BENEDEN u. JULIN, MAURICE etc., zum Teil durch eigene Untersuchungen nachgewiesen zu haben, daß in jedem Ascidien-Ovarium nur ein Keimepithel vorhanden ist. Dieser Nachweis gelang ihm bei allen bisher untersuchten Formen bis auf *Ciona*, bei der er die von FLODERUS

geschilderten Verhältnisse aus Mangel an geeignetem Material nicht nachprüfen konnte. Ich habe diese Frage auch eingehend untersucht und möchte daher das in Fig. 1, Taf. 10 dargestellte Entwicklungsstadium eines embryonalen *Ciona*-Ovariums nicht unerwähnt lassen, zumal ich glaube, in ihm einen Übergang von FLODERUS' fig. 5 u. 6 gefunden zu haben, und wenn das nicht, so doch sicher ein Stadium, in dem das Vorhandensein einer einfachen Keimzone im embryonalen Ascidien-Ovarium sicher gestellt ist. Das hier abgebildete Ovar einer ganz jungen (ca. 2 mm großen) *Ciona* nimmt denselben Platz ein, den FLODERUS von seinen Abbildungen beschreibt, nämlich in der von Magen und Darm gebildeten Schlinge, dicht unter dem äußeren Körperepithel. Die von Plattenepithel begrenzte Seite der Höhle ist der Außenseite des Tieres zugekehrt. Dieses Plattenepithel geht ganz gleichmäßig in das Keimepithel über, in dem sich die Zellen allmählich abrunden. Abgeplattete Kerne habe ich als Begrenzung des Keimepithels nicht wahrnehmen können. Die einzelnen Zellen des Keimepithels zeigen keine Unterschiede im Bau. Ihr Kern ist ein fast ganz vom Nucleolus erfülltes rundes Bläschen, das meistens regelmäßig von einer dünnen Protoplasmahülle umgeben wird. Seltner ist der Kern exzentrisch gelagert. Auffällig ist, daß die einzelnen Zellen nicht dicht gedrängt aneinanderliegen, sondern jede einzeln abgerundet und abgeschlossen für sich besteht, oft ziemlich große Zwischenräume frei lassend, eine Erscheinung, die auch schon FLODERUS beobachtet hat. Einzelheiten im Bau dieser Zellen konnte ich wegen ihrer geringen Größe nicht feststellen.

Die Einordnung meiner Zeichnung in die von FLODERUS gegebene Serie wird dadurch erschwert, daß es mir nicht möglich war, die angewandte Vergrößerung genau zu vergleichen. Aus dem Vergleich meiner Beobachtungen und anderer von ihm bei gleicher Vergrößerung gezeichneter Figuren (z. B. Fig. 12, 13, 17, 19—22) ergibt sich, daß ein Unterschied in der Größe der unseren verschiedenen Bildern zugrunde liegenden Entwicklungsstadien kaum vorhanden ist. Ich möchte daher annehmen, daß es sich in meiner Fig. 1, Taf. 10 um ein Stadium handelt, das demjenigen von FLODERUS in fig. 6, tab. 10 beschriebenen unmittelbar vorangeht, eine Annahme, die auch noch dadurch bestätigt wird, daß ich das Ovarium, dem der Schnitt entstammt, ebenfalls, wie FLODERUS, in seinem hinteren Ende schon gelappt fand (Fig. 2, Taf. 10). Steht diese Tatsache fest, so geht nun aus meiner Fig. 1, Taf. 10 ohne Zweifel hervor,

daß es sich hier um ein einfaches Keimepithel handelt. Die beiden von FLODERUS als ursprünglich getrennt angelegt beschriebenen Keimschichten sind also danach aus einer einzigen zusammenhängenden hervorgegangen, und seine fig. 6, tab. 10 ist nach meiner Ansicht nichts anderes als das in der Lappenbildung begriffene Ovarium. Wie oben erwähnt, ist der hintere Teil auf diesem Stadium schon gelappt, und die Lappenbildung schreitet nach meinen Befunden an den Schnittserien von hinten nach vorn vorwärts.

Dem allen könnte man nun die fig. 5, tab. 10 von FLODERUS entgegenhalten, ein offenbar viel früheres Stadium als meine Fig. 1, Taf. 10 es zeigt. Es sind auf dieser hier scheinbar schon 2 Keimschichten vorhanden. Aus dem zugehörigen Text (p. 178) ergibt sich aber, daß der Schnitt aus dem hinteren Teil des Ovariums stammt. Dazu kommt, daß FLODERUS selbst zugibt, daß nach vorn hin die Grenze zwischen den beiden Keimschichten eine undeutlichere wird und daß das von ihm abgebildete Verhältnis am deutlichsten in demjenigen Teil des Ovariums ausgeprägt ist, der etwas vor dessen hinteren geschlossenen Ende gelegen ist. Nach meiner Auffassung beginnt nun in diesem hinteren Ende die Lappenbildung des Ovariums, und die fig. 5, tab. 10 von FLODERUS zeigt das allererste Stadium der beginnenden Trennung des ursprünglich einfachen Keimepithels. Dieser Vorgang schreitet von hinten nach vorn vorwärts, wobei das Ovarium natürlich auch wächst. Deshalb erscheint auf dem Stadium meiner Fig. 1, Taf. 10 das Ovarium in der Mitte seiner Längsausdehnung, also an der Stelle, der meine Fig. 1 entspricht, bedeutend größer, aber noch gelappt.

Es könnte eingewendet werden, daß eine sekundäre Verschmelzung vorliegt, doch ist das sehr unwahrscheinlich, weil später die Lappung auf der ganzen Länge des Ovariums erfolgt.

Nach diesem Befunde ist die Annahme von VAN BENEDEN u. JULIN (1887) unzulässig, nach der im Ascidien-Eierstock 2 paarige Keimzonen den beiden Ovarien der Vertebraten entsprechen sollen, während ein sie verbindendes Plattenepithel dem Peritoneum der Wirbeltiere homolog sein soll.

Das nächste Stadium der Entwicklung zeigt Fig. 2, Taf. 10. Die einzelnen Zellen sind kaum verändert, aber es ist eine starke Oberflächenvergrößerung durch Faltenbildung eingetreten. Diese nimmt nun dauernd zu, und auch das der Außenseite des Tieres zugekehrte Plattenepithel faltet sich und dringt schließlich an einer oder auch mehreren Stellen so tief in die Ovarialhöhle hinein, daß

es das Keimepithel berührt und schließlich sogar mit diesem verwächst. An dieser Verwachungsstelle teilt sich nun das im Schnitt einer 8 ähnliche embryonale Ovarium in 2 Schläuche, von denen Fig. 3, Taf. 10 eine Darstellung gibt. Auf diesem Stadium sah ich auch das später vorhandene Bindegewebe von der das ganze Ovarium umgebenden Hülle zwischen die einzelnen Lappen eindringen. Diese beiden Schläuche, zu denen am hinteren Ende noch ein dritter kommt, falten sich nun noch weiter, so daß schließlich das fertig gebildete Ovarium nicht, wie FLODERUS angibt, einen Schlauch, sondern 2 bzw. 3 Säcke oder Schläuche bildet (Fig. 38, Taf. 12), deren Wände stark gefaltet sind und abwechselnd aus Anhäufungen differenzierter Eizellen und einschichtigem Keimepithel bestehen.

Fig. 4, Taf. 10 und Fig. 39, Taf. 12 stellen schließlich 2 solcher Lappen aus einem schon älteren, aber noch keine reifen Eier enthaltenden Ovarium bei stärkerer Vergrößerung dar. Die zuerst sich entwickelnden Eier sitzen am weitesten nach außen an der Peripherie, bleiben aber stets mit dem Epithel, dem sie entstammen, in Verbindung. Bei der starken Vermehrung und dem beträchtlichen Wachstum der Eier, die dann jeden Raum eng aneinandergedrückt erfüllen, wird das Epithel nun stark zusammengepreßt und erscheint zwischen den ausgebildeten Eiern oft nur als ein dünner Strang. Durch die sehr eng aneinandergedrängten Lappen ist schließlich das ganze fertig gebildete Ovarium ein ziemlich kompaktes Gebilde von länglicher, gekrümmter, etwa bohnenförmiger Gestalt, in dem sich stets Eier in den verschiedensten Entwicklungsstadien finden (Fig. 36, Taf. 12). Gegen die anderen Organe des Körpers ist es durch eine Zellschicht abgeschlossen.

Ähnlichen Bau zeigt das Ovarium von *Phallusia mammillata* CUV. (Fig. 37, Taf. 12). Nur ist dieses nicht mehr vollständig mit Eiern angefüllt, sondern sie liegen hier in Nestern zusammen, die ziemlich zerstreut sind. Die hellen Räume sind offenbar entleerte Einester.

Bedeutend einfacher, im Prinzip aber gleich gebaut, ist das Ovarium von *Dendrodoa grossularia* BENED. Es bleibt bei diesem Tier mit dem Hoden dicht zusammen; beide sind von einer einzigen gemeinsamen Epithelschicht umgeben und bilden also eine gemeinsame Genitaldrüse, die auf der rechten Seite des Tieres dicht unter dem Körperepithel liegt.

JULIN (1893) hat die Entwicklung dieses Geschlechtsorgans eingehend untersucht. Die Anlage und erste Entwicklung ist ähnlich wie bei *Ciona*; nur fand JULIN (zitiert nach DE SELYS-LONGCHAMPS

u. DAMAS [1901], p. 470) auf keinem Stadium einen Zellenstrang, der die Genitalanlage mit der Cloake verbindet und später zum Ausführungsgang der Geschlechtsprodukte wird, eine Tatsache, die mir auch meine Präparate bestätigten.

FLODERUS gibt an, daß das Keimepithel eines jungen Ovariums „durch einen breiten, in der inneren Wand befindlichen Gürtel von Plattenepithel in zwei Seitenpartien getrennt ist“. Doch zeigen jüngere Stadien (Fig. 5, Taf. 10) deutlich, daß ursprünglich nur ein einziges Keimepithel angelegt wird. Dieses lappt sich hier nun nicht, wie bei *Ciona*, sondern das fertige Ovarium hat die gleiche Gestalt wie das embryonale. Es wachsen in der Mitte die ersten Eier aus dem Keimepithel heran und bleiben an der Stelle, an der sie entstanden, bis zu ihrer vollständigen Ausbildung mit dem Epithel in Verbindung. Wäre ursprünglich nur an den beiden Seiten Keimepithel vorhanden, so müßten ja die Eier nach der Mitte hin weitergeschoben werden, ein sehr unwahrscheinlicher Vorgang, gegen den auch FLODERUS' Abbildung (fig. 7, tab. 10) von *Clavelina lepadiformis* MÜLL. anzuführen ist. Gerade die Ausbildung eines Eistieles spricht dafür, daß das Ei an der Stelle, an der es liegt, aus dem Epithel hervorgegangen sein muß und nicht etwa durch Vorwärtsschieben von der Seite her in die Mitte gelangt ist. Es ist sehr unwahrscheinlich und kaum vorstellbar, wie die Ursprungsstelle des Stieles mitgewandert sein soll. Es könnte höchstens der Stiel gewachsen sein, und dann müßte sich seine Ansatzstelle an der Seite zeigen. Da nun aber ein solches Bild nirgends zu finden ist, muß das Ei an der Stelle entstanden sein, wo der Stiel aus der Ovarialwand hervorsproßt, also in der Mitte.

Das Ovarium von *Dendrodoa* behält zunächst die Gestalt eines länglichen abgeplatteten Schlauches, wie ihn Fig. 6, Taf. 10 im Querschnitt darstellt. Es umgibt in einem flachen Bogen, dem Innern des Tieres zugekehrt, die Hodenschläuche und ist mit diesen gemeinsam von einem Epithel zum Abschluß gegen den übrigen Körper umgeben. Mit FLODERUS stimme ich in dem Befunde überein, daß auf jedem Schnitt und somit auch im ganzen Ovarium nur wenige Eier vorhanden sind, eine Tatsache, deren Bedeutung später erörtert werden soll. Jedes Ei ist mit dem Ovarialepithel in Verbindung, dagegen habe ich Follikelstiele, die FLODERUS als kurz beschreibt, hier ebensowenig wie bei *Ciona* wahrnehmen können, was ich besonders deshalb hervorheben möchte, weil diese Angaben auch in das Lehrbuch von KORSCHOLT u. HEIDER (1902) übernommen sind,

und dort die Follikelstiele als bei den Ascidien allgemein vorkommend beschrieben werden.

Später drängen sich die großen Eier zwischen die Hodenschläuche, und diese umgeben sie dann halbkreisförmig, ja liegen nicht selten ringsherum, sämtliche Eier einschließend (Fig. 34, Taf. 12). Oft dringen auch die Hodenschläuche wieder zwischen die Eier und schnüren einen Teil von den übrigen ab (Fig. 35, Taf. 12). In einem solchen Ovarium sieht man nicht, wie bei *Ciona*, auch noch ganz junge, sich eben aus dem Keimepithel differenzierende Eier, vielmehr sind diese fast alle ausgewachsen.

II. Die Differenzierung der Keimzellen.

1. Das Keimepithel.

Die Darstellung dieser Verhältnisse gebe ich nach den Befunden bei *Ciona intestinalis* L.

In Ovarien mit noch nicht vollständig entwickelten Eiern ist das einschichtige Keimepithel als Verbindungsstrang der einzelnen Falten stets deutlich zu erkennen (Fig. 1—4, Taf. 10; Fig. 39, Taf. 12). Bei stärkerer Vergrößerung zeigt Fig. 7, Taf. 10 dieses Epithel. Die verhältnismäßig großen, ovalen Kerne enthalten einen, oft auch zwei in Fig. 7 allerdings nicht vorhandene Nucleolen, die von dem auf einem Netzwerk in Brocken verteilten Chromatin sich deutlich unterscheiden lassen. Die Nucleolen liegen meistens der Kernmembran eng angeschmiegt und sehen dann im Schnitt oval aus. Auch das gleichmäßig feinkörnige Protoplasma zeigt keine Besonderheiten. Es sind diese sämtlich gleichwertig gebauten Zellen des Keimepithels den Blutzellen (Fig. 8, Taf. 10) dieser Tiere nicht unähnlich.

2. Die Differenzierungszone.

Das einschichtige Keimepithel geht nun, wie auf Fig. 9, Taf. 10 und Fig. 39 Taf. 12 deutlich zu sehen, in die Differenzierungszone über, die ich deshalb so nennen möchte, weil in ihr die Trennung in Ei- und Follikelzellen vor sich geht.

Der Kern der Keimepithelzellen rundet sich mehr und mehr ab und beginnt auch stärker zu wachsen. Gleichzeitig nimmt der Nucleolus sehr an Größe zu und ist auf diesem Stadium (Fig. 7 *chr.*, Taf. 10) besonders dicht von Chromatin umlagert.

Ein Bild einer solchen Differenzierungszone geben die Figg. 9 und 10, Taf. 10. Wir sehen hier den Beginn der Wachstumsperiode der jungen Oocyten. Zwischen den abgerundeten Keimepithelzellen treten etwas größere hervor, die durch ihren Kern sofort auffallen. Um den stets der Kernmembran anliegenden Nucleolus hat sich in vielen Fällen das Chromatin angehäuft und in eine Ecke des Kerns zurückgezogen (Fig. 9 bei e_1 , e_2 u. Fig. 11, Taf. 10). Da diese Elemente noch außerordentlich klein sind, ist von einer feineren Struktur wenig zu erkennen. Es ist die Abrundung und Größenzunahme des Kernes das einzige sichere Unterscheidungsmerkmal der jungen Oocyten von den noch undifferenzierten Keimepithelzellen, die später zum Teil zu Follikelzellen werden. Ein weiterer Unterschied besteht hier noch insofern, als in den kleinen Zellen der Differenzierungszone das Chromatin feiner und gleichmäßiger verteilt ist.

Nicht ständig dagegen fand ich das in einer Ecke um den Nucleolus zusammengeballte Chromatin, einen Zustand, der ohne Zweifel mit demjenigen identisch ist, den andere Autoren, z. B. MARÉCHAL (1907), als Synapsis- und Spiremstadium und SCHAXEL (1910) als „Knäuelzustand des fädigen Chromatins“ beschrieben haben. Dieses Synapsisstadium, wie ich es der Kürze halber auch nennen will, traf ich nie in ganz jungen Ovarien, die aber auch schon weiter entwickelte und deutlich unterscheidbare Eizellen enthielten, sondern allein in den Differenzierungszonen älterer, etwa in dem Stadium, wie es Fig. 38, Taf. 12 zeigt. Doch ist auch hier diese Erscheinung keineswegs konstant, denn ich sah oft Bilder (Fig. 10, Taf. 10), die nichts derartiges entdecken ließen. Der Kern und die Zelle nehmen unter gleichmäßiger Verteilung des Chromatins und Lagerung des Nucleolus zu, wie auf Fig. 10 e_1 — e_3 , Taf. 10 dargestellt.

Vor der Erörterung des weiteren Schicksals dieser Zellen seien nun noch die übrigen kleineren auf den Figg. 9 u. 10, Taf. 10 vorhandenen erwähnt. Sie sind meistens in gleicher Anzahl wie die großen vorhanden, und nur selten hat man den Eindruck, daß zwei kleine auf eine große kommen. Gewöhnlich liegen diese kleineren Zellen den großen an der Außenseite der Differenzierungszone an, und es ist in Fig. 10, Taf. 10 z. B. klar, daß e_1 u. f_1 , e_2 u. f_2 usw. zusammengehören. Der Bau dieser kleinen Zellen weicht von dem der Keimepithelzellen kaum wahrnehmbar ab, nur fällt auf, daß sie gelegentlich schon sicherer im Kerne 2 Nucleolen erkennen lassen.

Schließlich muß ich noch erwähnen, daß ich deutliche Mitosen nie in dieser Differenzierungszone beobachtet habe.

Auf den unmittelbar darauffolgenden Stadien (Fig. 12—14, Taf. 10) sind schon deutlich die Zellgrenzen infolge verschieden starker Färbung des Protoplasmas sichtbar. Jeder großen Zelle liegt eine kleinere eng an. Wir haben in den großen Zellen offenbar die Oocyten I. Ordnung vor uns, während die dazugehörigen kleineren die Mutterzellen des primären Follikelepithels sind. Beide sind aus den gleichartigen Keimepithelzellen in dieser Differenzierungszone hervorgegangen.

In den Beginn der Sonderung von Oocyten und Follikelzellen fällt nun ferner das auch von mir wenigstens in einigen Fällen einwandfrei festgestellte Synapsisstadium. Eine Verwertung dieses Stadiums für das Reduktionsproblem ist schon wegen der winzigen Kleinheit der Zellen nicht möglich. Was zunächst die Frage betrifft, ob die Lage, in der die chromatische Substanz im Synapsisstadium erscheint, natürlich oder künstlich durch die Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit hervorgerufen ist, so möchte ich sie für die untersuchten Ascidien-Ovarien dahin entscheiden, daß sie vielleicht künstlich ist, denn ich sah zu häufig Kerne von entsprechender Größe, die diese exzentrische Lagerung des Chromatins nicht zeigten. Das schließt natürlich nicht aus, daß in diesem Stadium bedeutende Umwandlungen im Kern vor sich gehen.

Es scheint mir nämlich dieses Synapsisstadium insofern nicht unwichtig für die Differenzierung der Eizellen, als ich an den Follikelmutterzellen etwas Derartiges nie beobachtet habe. Vielleicht ist dieses Stadium, in dem manche Eier die Synapsis — möglicherweise als Kunstprodukt — zeigen, ein Anzeichen für die Differenzierung, und man könnte daher vielleicht diese Synapsis mit GIARDINA (1901) „Sinapsi differentiale“ = Differenzierungssynapsis nennen. Ich vermag diese Frage nicht definitiv zu entscheiden, da ich das Stadium nicht regelmäßig beobachtet habe, jedoch hat diese Art der Trennung der ursprünglich gleichartigen Zellen viel mehr Wahrscheinlichkeit für sich als etwa eine Differentialmitose, deren Resultat eine Spaltung in Follikel- und Eizellen ist. Ich habe eine solche nie beobachtet, sondern beide Zellarten gehen durch verschiedenes Wachstum aus denselben ursprünglichen Keimepithelzellen hervor.

Über die Ursache der Differenzierung von Oocyten und Follikelzellen wissen wir nichts. Auf jeden Fall scheinen aber andere

Faktoren als nur günstige Ernährungsverhältnisse für die Eizelle vorzuliegen, zumal diese stets im Innern der Differenzierungszone liegt, wo sie die Nahrung erst durch die Follikelmutterzellen hindurch erreichen kann, und andererseits die beiden verschiedenen Zellarten in nahezu konstanter Anzahl auftreten, so daß auf je eine Eizelle eine Follikelzelle kommt.

Ganz von der Hand zu weisen ist schließlich die Annahme eines somatischen Ursprungs der Follikelzellen oder endlich die, nach der sie aus dem Ei selbst durch sogenannte freie Zellbildung entstehen sollen. Vielmehr sind sie nach den obigen Ausführungen als abortive Keimzellen zu bezeichnen.

III. Die Eizelle.

1. Das Keimbläschen.

Das Chromatin. Die Veränderungen, die die junge Oocyte nun durchmacht, betreffen in erster Linie den Kern; es kommt zur Ausbildung des für alle in der Wachstumsperiode befindlichen Eizellen typischen Keimbläschens. Der Kern beginnt stärker zu wachsen, und das entweder dauernd gleichmäßig verteilte oder nach der Synapsis wieder zerstreute Chromatin erscheint als kleinere oder größere Klumpen auf dem Gerüst verteilt (Fig. 12—18, Taf. 10). Zunächst ist ein Kerngerüst noch deutlich sichtbar. Auf ihm sieht man, je älter die Eier werden, immer größere Brocken liegen. Schon frühzeitig beginnen dann diese Chromatinbrocken sich dicht aneinandergedrängt der Kernmembran anzulagern, ja oft sieht es sogar so aus, als ob sie allein aus diesen Chromatinteilchen bestände. Diese der Kernmembran aufgelagerten Brocken erreichen eine beträchtliche Größe, und wenn das Keimbläschen nicht im größten Durchmesser getroffen ist, scheint es bei ungünstiger Einstellung leicht so, als ob die Chromatinteilchen im Plasma der Außenseite der Kernmembran aufsäßen. Ich habe einen solchen bei flüchtiger Betrachtung oft vorgetäuschten Zustand bei genauerer Prüfung nie einwandfrei gesehen, sondern fand stets, daß die Chromatinteilchen innen an der Kernmembran lagen oder sie selbst bildeten. Die einzelnen mit Eisenhämatoxylin stets tief schwarz gefärbten Teilchen liegen auf einem feinen Gerüst oder dort, wo die Gerüstfäden die Kernmembran berühren.

Auf noch älteren Stadien (Fig. 19, Taf. 10) sieht man dann,

wie sich allmählich das Chromatin mehr am äußeren Rande des Kernes in der Nähe der Membran ansammelt. Man hat dann leicht den Eindruck, als ob es auch an Menge abgenommen hätte, was in der Tat nicht der Fall ist, sondern nur durch das außergewöhnliche Wachstum des Keimbläschens vorgetäuscht wird. Fig. 17, Taf. 10 zeigt bei starker Vergrößerung das Keimbläschen eines Eies, das im Entwicklungsstadium zwischen den in Fig. 19 und 20, Taf. 10 abgebildeten Oocyten steht. Hier ist das zweifellos noch in gleicher Menge wie in den kleineren Eiern enthaltene Chromatin im Schnitt auf ein paar Stellen beschränkt; es findet sich in der Nähe der beiden großen, linsenförmigen, nucleolenartigen Gebilde in der Kernmembran, um den Nucleolus herum, und der Rest diesem gegenüber an der Kernmembran. Das Chromatin ist hier scheinbar in einzelne Brocken zerfallen, doch haben wir es wohl auch hier noch wie in den vorhergehenden Stadien (Fig. 18, 19, Taf. 10) mit einem zusammenhängenden Netzwerke zu tun, dem die stärker färbbaren Chromatinbrocken eingelagert sind.

Schwierig ist es nun, einen Übergang zum Verhalten der chromatischen Substanz zu finden, wie es sich in Eiern zeigt, von denen Fig. 20, Taf. 10 eines darstellt. Fast plötzlich verschwindet das Chromatin, oder besser, es tingieren die Kernfarben nichts mehr, was sich sicher als Chromatin erkennen läßt. In den Eiern von *Dendrodoa* fand ich übrigens das Chromatin noch auf etwas späteren Stadien (Fig. 31 u. 32, Taf. 11), wo schon die Testazellen ausgebildet sind, deutlicher sichtbar, wenn auch schon bedeutend schwächer gefärbt. Allmählich verliert es aber auch hier jede Affinität für Kernfarben. Wir haben jetzt das typische große helle Keimbläschen vor uns, das eine Schaumstruktur besitzt und einen großen und meistens noch mehrere kleine Nucleolen enthält. In diesem Zustande verharret der Kern bis zu seiner Auflösung bei der Richtungskörperbildung.

Die Nucleolen. Den Umwandlungen des Chromatins entsprechen die des Nucleolus, den ich auf allen Stadien, auch in der Synapsis, deutlich als solchen erkennbar vorfand. Wenn ich schon in den Kernen der Keimepithelzellen nicht selten 2 solcher Nucleolen erkennen konnte, so zeigte sich diese Erscheinung noch häufiger in den Ei- und Follikelzellen (Fig. 13 u. 15, Taf. 10). Bei der Kleinheit der Elemente konnte ich zwar nicht mit Sicherheit entscheiden, ob stets von Anfang an 2 Nucleolen in den Zellen vorhanden waren; mir ist das aber doch sehr wahrscheinlich, da sich in den Eizellen

später stets 2, selten 3, nachweisen ließen. Der zweite stets kleinere Nucleolus ist allerdings nur selten wie in Fig. 13 und 15, Taf. 10 rund sichtbar, sondern legt sich meist sogleich der Kernmembran eng an und plattet sich linsenförmig ab. Seltner finden sich 2 solcher abgeplatteten Nucleolen (Fig. 17, Taf. 10), die mir eher durch Teilung aus einem hervorgegangen zu sein scheinen, als daß sie, ursprünglich beide getrennt, sich dort angelegt haben.

Fast stets fand ich alle Nucleolen in unmittelbarer Berührung mit der Kernmembran. Es fragt sich, ob die beschriebene Lage, namentlich des großen Nucleolus, natürlich oder durch die Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten künstlich hervorgerufen ist? Wäre seine exzentrische Lage künstlich durch die Änderung der Druckverhältnisse bedingt, so müßte man doch wohl die durchlaufene Bahn als hellen Streifen oder an den zerrissenen Kernnetzfasern beobachten können, wie man das bei Schrumpfung sehen kann, oder wenn ihn das Messer aus dem Keimbläschen herausgehoben hat. Da ich etwas Derartiges nie beobachten konnte, so muß ich annehmen, daß auch in der lebenden Eizelle der Nucleolus stets exzentrisch und zwar meist mit ziemlich großer Fläche (Fig. 17, Taf. 10) der Kernmembran angeschmiegt liegt.

Den großen Hauptnucleolus der Eizelle fand ich fast immer nur in der Einzahl vor. Das Vorhandensein zweier annähernd gleichgroßer Nucleolen (Fig. 13, Taf. 10) ist, wie schon oben erwähnt, durchaus selten; und da größere Eier ein solches Bild nie zeigten, liegt es nahe, anzunehmen, daß auch diese größeren Nucleolen sich der Kernmembran eng anschmiegen und zu den kappenförmigen Körperchen werden, die später näher behandelt werden sollen.

Der auf ganz jungen Stadien sich in seiner Färbbarkeit kaum vom Chromatin unterscheidende Nucleolus tingiert sich mit Eisenhämatoxylin immer heller, je älter er wird, und bekommt einen deutlichen Stich ins Gelbliche, wenn man genügend dünne Schnitte (2—3 μ) hat. Zu der Zeit, da sich der größte Chromatingehalt des Keimbläschens beobachten läßt, beginnen nun Vacuolen im Nucleolus aufzutreten (Fig. 19, Taf. 10). Diese Figur ist typisch für die Erscheinungen. Es findet sich in der Mitte eine große Hauptvacuole, die von einer Anzahl kleinerer, in Bildung begriffener umlagert ist. Diese kleineren vereinigen sich später mit der großen, aber ich habe auch an älteren Eiern noch Nucleolen mit einer ganzen Anzahl von Vacuolen gesehen. Nicht selten sieht man im Nucleolus, bisweilen in seinen Vacuolen, eine Anzahl konzentrisch geschichteter, dunkler

kleiner Körper (Fig. 20, Taf. 10), die wohl als Kunstprodukte anzusehen sind. Oft sieht man auch die Vacuolen hart am Rande des Keimfleckes liegen, gleichsam als ob sie sich nach außen entleeren wollten. Daneben sah ich auch in älteren Eiern stark deformierte meist hufeisenförmige Nucleolen, die sehr wohl durch Zerplatzen und Abgabe der Vacuolenflüssigkeit entstanden sein können.

Schließlich bleibt noch die Frage, ob Nucleolen auswandern oder nicht? Ich habe den eigentlichen großen Hauptnucleolus des Keimbläschens nie im Zellplasma gefunden. Nur bei den kleinen Nucleolen wäre eine Auswanderung denkbar. Diese kleinen, linsenförmigen Gebilde stimmen in ihren färberischen Eigenschaften mit dem Hauptnucleolus des Keimbläschens überein und liegen zunächst der Kernmembran innen eng an (Fig. 14, 16, 17, Taf. 10). Später findet man das Gebilde kappenförmig der Kernmembran im Protoplasma aufsitzen (Fig. 20, Taf. 10). Meistens ist dann der Körper von einem halben Hofe umgeben, der aber später bald schwindet, während die dem Protoplasma zugekehrte Oberfläche des linsenförmigen Körpers häufig gezackt erscheint, was vielleicht auf eine Resorption durch das Zellplasma hindeutet. Eine Loslösung vom Kern und Einwanderung bis ins Zellplasma hinein habe ich dagegen nie beobachtet. Auf diese Frage wird noch einzugehen sein, und auch die Bedeutung der Nucleolarsubstanz für die Dotterbildung soll später behandelt werden.

Diesem linsenförmigen Gebilde sind keineswegs die anderen kleinen, runden Nucleolen (Fig. 20, Taf. 10) in Parallele zu stellen, die an der Kernmembran liegen oder im Begriff sind, hindurchzuwandern. Ihr Auftreten ist durchaus nicht beständig, sie sind im Gegenteil eher als seltne Gebilde anzusehen.

Überblicken wir den Verlauf der Ausbildung der Nucleolen, so tritt deutlich eine Beziehung zwischen dem Wachstum der Chromatin- und Nucleolensubstanz hervor. Beide nehmen, entsprechend dem Wachstum der ganzen Eizelle, konstant und im gleichen Verhältnis zu bis zu dem Stadium, wie es Fig. 19, Taf. 10 zeigt. Von da an verliert das Chromatin seine Färbbarkeit für Kernfarben, und der Keimfleck beginnt sich zu vacuolisieren. Eine weitere Beziehung ergibt sich aus der Tatsache, daß der Nucleolus stets exzentrisch an der Kernmembran im Keimbläschen liegt und meistens von Chromatinbrocken dicht umlagert wird. Wirkliches Chromatin habe ich jedoch nie in den Nucleolen nachweisen können, und überall da, wo Nucleolen mit einem chromatischen Ringe beschrieben worden

sind, scheint mir die dann später auftretende, große, helle Vacuole, die fast den ganzen Keimfleck einnehmen kann, gesehen zu sein. Aber das dem Chromatinwachstum entsprechende Nucleolenwachstum und die dichte Umlagerung der Nucleolen von Chromatin sprechen doch deutlich für einen engen Zusammenhang zwischen der Chromatinbildung und dem Nucleolenwachstum. Nach der Chromatinbildung sind die Nucleolen überflüssig geworden und vacuolisieren. Da nun der Nucleolus am Schlusse dieser Chromatinbildungsperiode zugrunde geht, liegt es nahe, anzunehmen, daß er eine Anhäufung der Abfallprodukte bei der Chromatinsynthese¹⁾ ist. Unmöglich ist es natürlich, von diesem rein morphologischen Befunde aus etwas Näheres über die Art der chemischen Beziehungen bei diesem Bildungsvorgange auszusagen.

Durchaus vereinbar mit dieser Deutung scheint mir auch das Verhalten der Nebennucleolen, die man öfter aus dem Keimbläschen ins Plasma austreten sieht (Fig. 20, Taf. 10). Selten habe ich aber einen solchen Nucleolus vollständig rund und abgeschlossen im Plasma angetroffen. Die meisten zeigen Auszackungen am Rande, färben sich nicht mehr so intensiv und werden schließlich wohl vollkommen aufgelöst. Ich möchte daher auch sie als überflüssige Substanz des Kernes ansehen, deren sich dieser dadurch entledigt, daß er sie ins Plasma ausstößt, wo sie dann resorbiert wird.

Die Kernmembran. Schließlich sind noch die Beobachtungen an der Membran des Keimbläschens zu erwähnen, die an Präparaten von älteren Eiern ein gezacktes, welliges Aussehen zeigt (Fig. 31, Taf. 11). Durch die Experimente von SOMMER (1905) am überlebenden Ovarialei der Ascidien scheint ja festgestellt zu sein, daß diese Veränderungen tatsächlich durch die Konservierungsflüssigkeit hervorgerufen sind. SOMMER zerzupfte im Blut der Tiere die dem gleichen Individuum entnommenen Ovarien und fand, daß die Keimbläschen nach längerer Beobachtung stets ein gezacktes Aussehen annehmen, wenn das Deckgläschen nicht mit Paraffin umrandet war und sich

1) Ich komme zu dieser möglichen Deutung, da die Tatsachen für die von HEIDENHAIN (1911) aufgestellte Theorie über die Bedeutung der Nucleolen zu sprechen scheinen, die eine Weiterbildung der von RÜCKERT (1892), HÄCKER (1895) und MONTGOMERY über diesen Vorgang geäußerten Ansichten ist. Danach sind die Nucleolen das bei der Chromatinbildung durch Spaltung der Nucleoproteide frei werdende Eiweiß, das sich in den Nucleolen anhäuft, um später bei der Mitose aus dem Kern entfernt zu werden.

also die Konzentration der Untersuchungsflüssigkeit durch Verdunstung ändern konnte. Dagegen blieben sie fast durchweg völlig rund, wenn ein Paraffinrand die Verdunstung hinderte. Bestätigt ward diese Tatsache durch das Verhalten des Keimbläschens bei der Einwirkung von Salzlösungen verschiedener Konzentration. Je stärker diese waren, desto größer waren auch die Fortsätze des Keimbläschens, während sie beim längeren Durchleiten derselben Lösung konstant blieben. Auffällig und beachtenswert bleibt immerhin die Tatsache, daß diese Veränderungen durch die Konservierungsflüssigkeiten sich stets nur an älteren Eiern mit großen, ausgebildeten Keimbläschen zeigen, während SOMMER seine Veränderungen auch an überlebenden jungen Eiern deutlich sah.

Es leuchtet ja ohne weiteres ein, daß infolge der osmotischen Einwirkungen der zum Konservieren angewandten Lösungen dem viel Flüssigkeit enthaltenden Keimbläschen Wasser entzogen wird; aber nicht ohne weiteres wahrscheinlich scheint mir die von SOMMER zur Erklärung der Zackung gemachte Annahme, „daß die Membran des Keimbläschens in ihren einzelnen Teilen ungleichmäßig beschaffen ist“. Es ist ihm selber auffällig, daß bei seinen Experimenten an jungen Eiern, die an konserviertem Materiale so gut wie nie pseudopodienartige Bildungen zeigen, diese Erscheinung stets ebenso gut, ja oft besser, als bei großen zu sehen ist. Zieht man ferner die Tatsache heran, daß die gezackten, großen Keimbläschen stets am Rande der Zelle liegen, so scheint mir die bekannte von KORSCHOLT gegebene Deutung ebensoviel Wahrscheinlichkeit für sich zu haben. Danach verdanken diese Gebilde ihre Entstehung der Tätigkeit des Keimbläschens selbst, das der eintretenden „Nährsubstanz Fortsätze entgegenstreckt“. Dazu kommt noch, daß das Ei auf diesem Stadium seinen Dotter produziert und in der Tat viel Nahrung braucht; und somit möchte ich die zackigen Fortsätze auch eher als eine Anpassung an den gesteigerten Nahrungsbedarf zum Zwecke der Dotterbildung ansehen.

2. Das Eiplasma und die Dotterbildung.

Das Protoplasma der Zellen des undifferenzierten Keimepithels und der Differenzierungszone ist gleichmäßig fein gekörnt, ziemlich hell und färbt sich auch mit Plasmafärbungen so gut wie gar nicht. Kaum aber ist die junge Eizelle mit einer ihr anliegenden Follikelzelle von den indifferenten Zellen als solche unterscheidbar, so sieht man in ihr kleine, sich mit Kernfarben tingierende Körnchen auf-

treten, die von nun an konstant an Zahl, dagegen wenig an Größe zunehmen. Sie sind in den jungen Zellen noch ziemlich vereinzelt zu sehen (Fig. 12, Taf. 10), aber von Anfang an gleichmäßig über das ganze Plasma verstreut. Gerade diese Protoplasmaeinschlüsse der jungen Oocyten lassen nun leicht einen Vergleich mit gleichgroßen Chromatinbrocken des Kernes zu. Dabei konnte ich mich stets überzeugen, daß sie die Kernfarben nicht so intensiv aufnehmen wie die Chromatinteilchen des Kernes. Besonders deutlich zeigten diesen Unterschied die mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparate. aber auch die DELAFIELD-Hämatoxylin-Färbung zeigt ihn, während er durch Safranin nicht so deutlich zum Ausdruck kommt. Dieser Farbenunterschied ließ sich auf späteren Stadien nicht mehr einwandfrei feststellen, da diese Körnchen nun beständig an Zahl zunehmen und in Eiern, wie Fig. 20, Taf. 10 eines zeigt, so dicht das Plasma erfüllen, daß es vollkommen dunkel erscheint und bei Doppelfärbung eine Plasmafarbe so gut wie gar nicht mehr aufgenommen wird.

Fig. 20, Taf. 10 zeigt diese basichromatischen Plasmakörnclungen in größter Menge im Ei. Sie nehmen mit dem Fortschritt der nun einsetzenden Dotterbildung ständig ab und schwinden schließlich fast vollkommen. Die ersten Dotterniederschläge finde ich nicht in unmittelbarer Nähe des Kernes, wie viele Autoren — MORGAN (1891) für *Clavelina*, FLODERUS (1896) für *Ciona* und *Tethyum*, CRAMPTON (1899) für *Caesira manhattensis*, BLUNTSCHLI (1904) für *Microcosmus vulgaris* — angeben, aber doch in seiner Umgebung, so daß man von einer zentralen Dotterbildung sprechen kann. Die allmählich an Größe zunehmenden Dotterkugeln scheinen sich aus den sie umgebenden basichromatischen Plasmakörnclungen aufzubauen oder doch wenigstens unter ihrem Einfluß zu entstehen. Man kann mit steigender Dotterproduktion leicht ihre Abnahme verfolgen, und zwar zeigen die Körnchen, die in unmittelbarer Nähe der Dotterkugel liegen, schon meistens deutlich die gleichartige Färbbarkeit, d. h. sie tingieren sich mit Eosin oder Lichtgrün, während sie vorher basichromatisch waren.

Diese zentrale Dotterbildung beginnt schon, wenn das Ei seine halbe Größe erreicht hat. Allmählich wird die das Keimbläschen umgebende Dotterzone größer und größer; die einzelnen Kügelchen liegen aber jetzt noch in der Nähe des Kernes am dichtesten und werden scheinbar dort neu gebildet, um sich dann, je weiter sie nach außen rücken, durch Apposition neuer Teilchen zu vergrößern. Sieht man sich nämlich Fig. 23, Taf. 11 an, so findet man die größten

Dotterkugeln an der Peripherie des Eiplasmas liegen, und zwar jetzt hier etwas enger zusammengedrängt als um den Kern herum. Auch die Körnchen des Plasmas liegen hier am Rande jetzt viel dichter und sind zum großen Teil oxychromatisch. Auf noch älteren, sicher vollständig ausgewachsenen Stadien sind die Dotterkugeln dann wieder ziemlich regelmäßig verteilt und im wesentlichen auch alle gleich groß. Die Körnchen zwischen ihnen sind nur noch spärlich vorhanden, und das eigentliche Plasma ist kaum färbbar und vacuolisiert.

Daran schließt sich nun die Frage, woher das Material für die Dotterproduktion stammt. Es steht fest, daß diese basichromatischen Körnchen des Plasmas für die Dotterbildung eine Rolle spielen; doch herrscht über ihre Entstehung keine Klarheit, wie aus der Literatur über die dunklen Körnchen hervorgeht.

Die meisten Autoren — FLODERUS (1896). BANCROFT (1899), BLUNTSCHLI (1904) etc. — konstatieren nur, daß auf gewissen Stadien, also sobald die Eizelle deutlich als solche zu unterscheiden ist, diese mit Kernfarben tingierbaren Körnchen im Plasma auftreten, wobei eine nähere Angabe der Lage der ersten Körnchen fehlt. LUBOSCH (1901) ist der Ansicht, daß es sich um in das Plasma übergetretenes Chromatin der Nährzellkerne handele, während GIARDINA (1901) die Frage nach der Natur dieser Plasmakörnchen offen läßt. Für die Annahme von LUBOSCH, daß es sich um eingedrungenes Chromatin handelt, das von den Follikelzellkernen herrührt, fand ich durchaus keine tatsächlichen Unterlagen, wohl aber könnte es von den Follikelzellen zugeführtes Material für die Dotterbildung sein, die mit diesen Plasmakörnchen in irgendeinem Zusammenhang steht.

BLUNTSCHLI (1904) hält sie für Mitochondrien, wobei allerdings zu bemerken ist, daß er die allein entscheidende von BENDA ausgebildete Färbemethode nicht angewendet hat. Die Mitochondrien sollen der Ausdruck einer physikalisch bedingten Plasmaorganisation sein. Sie nehmen nicht, dem jeweilig entstehenden Dotter entsprechend, ab, sondern er sieht nur die während der Dotterbildung zu Chondriomiten zusammengelegten Mitochondrien wieder in solche zerfallen. Er hat sie nie im Protoplasma untergehen oder degenerieren sehen, leugnet aber diese Möglichkeit nicht. Eine weitere Schwierigkeit bildet die von ihm beobachtete zentrale Dotterbildung in der Nähe des Kernes. Diese Lokalisation genügt ihm aber nicht für den Schluß, daß diese Dotterabscheidung unter dem Einfluß des Kernes vor sich gegangen ist, und er hält sie deshalb nicht für verschieden

von der späteren peripheren Dotterbildung. So kommt er dann schließlich dazu, den dotterbildenden Faktor, also etwa ein Ferment, in dem farblosen Ooplasma selbst zu suchen, was morphologisch natürlich nicht festzustellen ist.

Scheinbar im strengen Gegensatze dazu stehen nun die neuesten Beobachtungen SCHAXEL'S (1910), der an der Hand seiner fig. 4—7, tab. 19 nachzuweisen sucht, daß die im Plasma auftretenden Körnchen nichts anderes als aus dem Kern emittiertes Chromatin sind. Es durchdringt danach, wie ich schon in der geschichtlichen Übersicht ausführte, das Chromatin die Kernmembran, sitzt dieser außen kappenförmig auf und verteilt sich schließlich über das ganze Eiplasma, das dadurch in den Zustand der Chromasie gelangt.

Sieht man sich aber seine Abbildungen der jungen Eier von *Ciona* an, so fällt zunächst folgendes auf: In fig. 6, tab. 19 z. B., die doch zweifellos noch einem Stadium lebhafter Chromatinemission entstammt, befindet sich das gesamte Chromatin in Form kleinerer oder größerer Brocken außerhalb des Kernes im Plasma; man könnte sagen, es sitzt der Kernmembran auf, wenn eine solche gezeichnet wäre. Diese Bilder erinnern nun sofort an die von mir in den Figg. 12—14, 16, 18, Taf. 10 wiedergegebenen Stadien. Es ist, besonders bei den kleinen Zellen, außerordentlich schwer zu entscheiden, ob sich diese Chromatinbrocken auf der einen oder der anderen Seite der Kernmembran befinden; aber an dünnen Schnitten (2—3 μ) konnte ich mich stets davon überzeugen, daß sie, wie oben beim Kern beschrieben, immer in diesem der Kernmembran eng angeschmiegt liegen. Auch kann über die Identität der in verschiedener Lage beobachteten Chromatinbrocken kein Zweifel sein, zumal SCHAXEL selbst sagt, daß die kleinen Klümpchen auf der Oberfläche der Kernmembran „anfangs nicht größer sind als die Körnchen im Kernnetz“. Nun findet er, daß diese kleinen Klümpchen irgendwie weiterbefördert werden, besonders bei *Phallusia* und *Pyura*, während sie bei *Ciona* größere Kuppen bilden, von denen aus dann schließlich eine Verteilung durch Auflockerung stattfinden soll, was er aus dem Vorhandensein flockiger Gebilde an Stelle der Kuppen schließt. Auch diese Beobachtung trifft vollkommen zu. Offenbar sind diese großen Kuppen nichts anderes als der große, kappenförmige Körper, den ich vorher schon beim Kern als einen vielleicht durch die Kernmembran austretenden Nucleolus (Fig. 16 u. 17, Taf. 10) beschrieben habe. Es ist dieses Gebilde leicht mit den Chromatinbrocken zu verwechseln, da es sich annähernd gleich färbt. Aber schon

FLEMMING (1889) hat bei *Ciona* durch Doppelfärbung mit Safranin-Gentiana diesen Körper violett tingiert. Es handelt sich also hier bei diesem Gebilde auch nicht um Chromatin. Die flockigen Gebilde endlich, die er noch im Plasma konstatiert und für zerfallene Kuppen hält, habe ich nie gefunden.

Sieht man sich nun noch ältere Stadien an, so entdeckt man ferner, daß die Chromatinemission SCHAXEL's schon auf einem Stadium aufhört, wo das Ei noch nicht seine halbe Größe erreicht hat (fig. 8, tab. 19). Es ist auch hier im Gegensatz zu den vorhergehenden figg. 3–6 das ganze Plasma dunkler gefärbt, was wahrscheinlich von den feinen, basichromatischen Plasmakörnelungen herrührt, während die dichteren Anhäufungen wohl zerfallende, ausgewanderte Nucleolen sind. In offenbarem Widerspruch stehen zu SCHAXEL's Annahme auch die figg. 15 u. 16, tab. 19 und fig. 30, tab. 21 von *Phallusia*. Der Schnitt der fig. 15 soll das Ende der Chromatinemission und die höchste Chromasie des Plasmas darstellen. Wie aber die in der richtigen Größenordnung dann folgende fig. 30 und schließlich fig. 16 offenbar zeigen, haben die basichromatischen Partikelchen des Plasmas noch bedeutend zugenommen, sie können also nicht aus dem Kern stammen, wenn schon auf dem jungen Stadium der fig. 15 die Chromatinemission aufgehört haben soll.

Schließlich war es mir von vornherein auffällig, daß nach SCHAXEL's Angaben und Zeichnungen nicht das ganze, nach vollendeter Dotterbildung übriggebliebene Chromatin durch die Phagocytose entfernt wird, die doch nach seiner Ansicht offenbar den Zweck hat, das Eiprotoplasma von überflüssigem, emittiertem Chromatin zu reinigen.

Somit scheint mir der von SCHAXEL beschriebene Vorgang der Emission geformten Chromatins bei *Ciona*, *Phallusia* und *Dendrodoa* nicht vorzuliegen. Damit soll natürlich die Möglichkeit eines Stoffaustausches zwischen Kern und Zellplasma nicht bestritten werden. Diese basichromatischen Plasmakörnelungen scheinen sich mir von vornherein durch ihre hellere Färbbarkeit vom Chromatin zu unterscheiden. Im übrigen wird die Lösung der Frage nach der Auswanderung von Chromatin aus dem Kern, die ja für den Stoffwechsel der Zelle von großer Bedeutung ist, von der Weiterbildung unserer Färbetechnik abhängen, nämlich von einer einwandfreien Trennung der beiden Gebilde durch ihre verschiedene Färbbarkeit.

Die eigentliche Dotterbildung geht nach SCHAXEL's Untersuchungen folgendermaßen vor sich: Er findet eine „nach den Mengen umgekehrt proportionale Abnahme des Plasmachromatins

und Zunahme der Dotterelemente“. Die ersten Dotterniederschläge sieht er auch nicht in unmittelbarer Nähe des Kernes auftreten, und die Frage der Chemie dieses Umwandlungsprozesses läßt er natürlich ebenfalls offen. Der Chromidialapparat des Plasmas geht bei der Dotterbildung zum größten Teile zugrunde. Das am Rande des Plasmas liegende Chromatin wird mit Hilfe der Testazellen durch Phagocytose entfernt, während im inneren Teile des Plasmas intravitelline Reste zurückbleiben.

Auch nach meiner Ansicht bestehen Beziehungen zwischen der Dotterbildung und den basichromatischen Plasmakörnchen, wie die oben konstatierte Abnahme der letzteren und gleichzeitige Zunahme des Dotters deutlich zeigen. Aus einem Vergleich der Figuren (BLUNTSCHLI, fig. 4—7, tab. 9 und fig. 21—23, tab. 10, SCHAXEL, fig. 3—7, 15, tab. 19, fig. 21 ff., tab. 20 und meiner Figg. 12—16 u. 18—20, Taf. 10) geht nun deutlich hervor, daß BLUNTSCHLI's Mitochondrien, SCHAXEL's Chromidien und meine auch von früheren Autoren — vgl. z. B. FLODERUS (1896) — schon gesehenen basichromatischen Plasmakörnchen die gleichen Gebilde sind. Mit fortschreitender Dotterbildung verschwinden sie, und ein Vergleich der Figuren zeigt, daß BLUNTSCHLI's im Plasma der erwachsenen Ovarialeier zerstreute, nicht selten auch an der Außenseite der Kernmembran gehäuft liegende Mitochondrien (fig. 24—27, tab. 10) nichts anderes als die intravitellinen Chromatinreste SCHAXEL's sind (fig. 12 u. 18, tab. 19; fig. 26 u. 28, tab. 20).

Ich möchte die Fragen nach dem Woher? und Wozu? dieser basophilen Körnchen folgendermaßen beantworten: sie sind Bildungsmaterial für den Dotter und als solches ein Bestandteil des Plasmas. Diese Vorstufen des Dotters, wie man sie auch nennen kann, bilden sich nun im Eiplasma zu dem eigentlichen Vitellin um, was aus ihrem Umschlag in der Färbbarkeit und dem Zusammentreten dieser nun oxychromatischen Körnchen zu den eigentlichen Dotterkugeln hervorgeht. Eine direkte Herleitung dieser Gebilde aus dem Kern ist nicht möglich. Dagegen sprechen nämlich vor allen Dingen die älteren Stadien (Fig. 23, Taf. 11), wo deutlich von einem lichten, zentralen ein viel dichter, peripherer Körnchenring zu unterscheiden ist. Hier liefern, wie das später bei der Besprechung der Follikel- und Testazellen auszuführen sein wird, diese beiden Zellarten die Baustoffe für die Bildung der Vorstufen des Dotters, wenn nicht sogar diese selbst, und die Dotterbildung geht dann hauptsächlich in der Randzone des Eiplasmas vor sich.

Die basophilen Körnchen treten also erst auf, wenn schon einige Follikelzellen das Ei umgeben, und vermehren sich stark, während die Follikelzellen an Zahl zunehmen und die oben geschilderten Veränderungen im Kern der Eizelle vor sich gehen. Sobald die Färbbarkeit des Chromatins darin schwindet, setzt die Dotterbildung ein, vielleicht doch zunächst nicht ohne Einfluß des Kernes. Dabei wird sehr schnell die in Gestalt basophiler Körnchen bisher im Plasma aufgespeicherte Substanz aufgebraucht, und nun tritt die Bedeutung der inzwischen ausgebildeten Follikel- resp. Testazellenschicht deutlich hervor. Sie vermitteln der Eizelle die weiteren Nahrungsstoffe, deren sie zur vollständigen Ausbildung des Dotters bedarf. Diese hauptsächliche Dotterbildung geht dann wahrscheinlich fast ausschließlich in der Peripherie der Eizelle vor sich.

IV. Die Follikelhüllen.

Zugleich mit der Eibildung erfolgt die Differenzierung einer Anzahl von Hilfszellen, die aus einer Zellart, den primären Follikelzellen, hervorgehen und sich schließlich in 3 verschiedene Zellarten sondern. Diese umgeben mehr oder weniger geschlossen angeordnet, wie 3 hohlkugelförmige Kapseln, das Ei. Ich habe unter den verschiedenen für diese 3 Arten von Eihüllen vorhandenen Namen im Anschluß an BLUNTSCHLI (1904) folgende gewählt: die innerste ist die Testazellenschicht, deren zwar nicht zu Recht bestehender Name sich wohl kaum noch ändern lassen wird, dann folgt die innere Follikelzellenschicht und schließlich die äußere Follikelepithelschicht. Mit Recht hebt meiner Ansicht nach BLUNTSCHLI hervor, daß es falsch ist, einer der 3 Epithelschichten, wie das meistens mit der äußeren geschieht, den Namen sekundäre Follikelzellenhülle zuzuschreiben. Wie die neueren Arbeiten gezeigt haben und auch ich nach meinen Beobachtungen bestätigen kann, kommt der Name sekundäre Follikelzellenlage den 3 Follikelepithelien zu, da sie ja aus einer einzigen, dem primären Follikelepithel, hervorgegangen sind.

1. Das primäre Follikelepithel.

Nach den Ausführungen über die Differenzierungszone (S. 130—133) sind die Mutterzellen, aus denen das primäre Follikelepithel hervorgeht, abortive Keimzellen. Man kann sie schon auf sehr jungen Stadien (Fig. 9 u. 10, Taf. 10) an ihrem kleineren Kern von den Eizellen unterscheiden. Sobald die Zugehörigkeit einer Follikelzelle

zu einer bestimmten Eizelle feststellbar ist, sieht man, wie sich die erstere stark abplattet, was wohl durch ein Umgreifen des wachsenden Eies durch die Follikelzelle zustande kommt. Infolge dieser Abplattung kann man die Follikelzellen leicht übersehen, wenn nicht auch ihr ebenfalls linsenförmig in die Länge gestreckter Kern vom Schnitt getroffen ist. Sehr oft erscheinen sie sogar in das Plasma des Eies hineingedrückt (Fig. 15, Taf. 10) und sind dann ohne den Kern ebenfalls schwer zu erkennen.

Die Zahl der Follikelzellen läßt sich bei kleinen Eizellen in vielen Fällen feststellen. Ich fand, daß in dem Keimepithel zu einer Eizelle meistens nur eine Follikelzelle gehört, selten lagen einem jungen Eichen sogleich 2 oder 3 an. Die Vermehrung der Follikelzellen geht zunächst im Verhältnis zum Eiwachstum nur langsam vor sich. Erst wenn die Oocyte eine bestimmte Größe erreicht hat und ihr Kern ausgewachsen ist, beginnen die Follikelzellen sich stärker zu vermehren (Fig. 19, Taf. 10) und nehmen auch an Größe zu (Fig. 20, Taf. 10), während sie vorher mit jeder Teilung kleiner und kleiner wurden.

Oft scheint es auf den Schnitten so, als ob die Follikelzellen voneinander getrennt sind. Vielleicht sind sie aber doch, wenigstens zuerst, zusammenhängend und durch feine, kaum sichtbare Plasma-
brücken verbunden (Fig. 18 u. 19, Taf. 10; Fig. 29, Taf. 11), so daß das junge Ei von ihnen wie von einer Kapsel eingeschlossen ist.

Über die Art der Vermehrung der Follikelzellen konnte ich lange keine Klarheit gewinnen, da ich die Teilungen immer an schon weiter fortgeschrittenen Eiern suchte, nämlich auf jenen Stadien, denen SCHAXEL's Figuren entsprechen und die amitotische Kernteilung in den Follikelzellen von *Tethyum* darstellen. Ich habe auf diesen Stadien bei den von mir untersuchten Tieren einwandfrei weder amitotische noch mitotische Kernteilungen wahrnehmen können. Sie sind auf diesen Stadien ja sicher auch vorhanden, gehen aber offenbar sehr schnell vor sich und werden selten fixiert. Günstiger sind die jüngeren Stadien, etwa von der Größe der Fig. 16, Taf. 10. So groß ist etwa auch in seinem größten Durchmesser das Ei der Fig. 27, Taf. 11, dem eine in Mitose befindliche Follikelzelle anliegt. Obgleich die Elemente außerordentlich klein sind, so handelt es sich doch hier, wie aus der Zeichnung hervorgeht und wie mir auch einige andere solcher Bilder klar zeigten, ohne Zweifel um eine indirekte Zellteilung. Auffällig sind nur die oben erwähnten Befunde SCHAXEL's von einer amitotischen Teilung der Follikel-

zellkerne bei *Styela*. Da es mir an dem nötigen Material fehlte, konnte ich die Frage leider nicht nachprüfen.

Das primäre Follikelepithel erreicht seine höchste Ausbildung und umgibt das Ei als geschlossene Zellenkapsel etwa auf dem Stadium, wo das Eiplasma am dichtesten mit den basophilen Körnchen angefüllt ist. Dann sind die verhältnismäßig großen, meistens tief in die Eizelle hineingepreßten Follikelzellen durch ihr helleres Protoplasma deutlich zu erkennen (Fig. 20, Taf. 10 und Fig. 29, Taf. 11). Der Kern ist von kleinen, auf einem achromatischen Netzwerk verteilten Chromatinbrocken angefüllt und enthält stets einen ansehnlichen Nucleolus. Die Follikelzellkerne des Eies von *Dendrodoa* sind besonders groß (Fig. 29, Taf. 11) und nehmen fast die ganze Zelle ein, so daß nur ein dünner Plasmasaum übrig bleibt. Sie enthalten meistens 2 Nucleolen, von denen der eine gewöhnlich kleiner ist. Beide Tatsachen sind leicht verständlich, wenn man zum Vergleich die Eizelle heranzieht, die auch einen verhältnismäßig großen Kern mit Nebennucleolen enthält.

Bei *Dendrodoa* (Fig. 29, Taf. 11) habe ich auch eine feine Membran um die Follikelzellen herum sehen können, wie sie FLODERUS an jungen Eiern von *Clavelina lepadiformis* gefunden hat. Auch die früheren Autoren haben sie nicht selten gesehen und zum Teil als vom Ei, zum Teil von den Follikelzellen stammend gedeutet. Für die Abscheidung vom Eiplasma selbst spricht die Tatsache, daß man sie auf jungen Stadien, auf denen erst wenige Follikelzellen vorhanden sind, tatsächlich dem Eiplasma aufsitzen sieht, aber es ist nach den Bildern schwer, eine Entscheidung zu treffen. Nach FLODERUS wird diese Membran von den Follikelzellen abgeschieden, und zwar schließt er ihre Abstammung von diesen Zellen daraus, daß bei der Schrumpfung der Eizelle diese Membran nicht dem Ei folgt, ein Schluß, der mir nicht ganz zwingend erscheint. Vielleicht wird nur die Membran, die die Follikelzellen außen umgibt, sicher von diesen gebildet, weiter innen aber vom Ei selbst eine zusammenhängende Membran ausgeschieden, die es vollständig umgibt. Sollte diese Membran aber doch von den Follikelzellen stammen, so möchte ich dabei gleich erwähnen, daß es sich hier nicht um das Chorion handeln kann, das, wie wir im Folgenden sehen werden, erst viel später entsteht.

Nicht so deutlich, ja in vielen Fällen überhaupt nicht erkennbar, ist diese Membran bei *Ciona*, weshalb ich sie auf den in

Betracht kommenden Figg. 19 u. 20, Taf. 10, ebenso wie SCHAXEL, nicht gezeichnet habe.

2. Die Sonderung der Testazellen durch die Chorionbildung.

Die Zellen des primären Follikelepithels vermehren sich, wie wir oben gesehen haben, von einem gewissen Zeitpunkt in der Eientwicklung an ziemlich schnell und hören mit diesen Teilungen auch nicht auf, wenn sie die Oocyte in einer kontinuierlichen Schicht umgeben. Die nun neu entstehenden Zellen werden infolgedessen aus dem Epithelverband herausgedrängt, verschieben sich gegenseitig und kommen zum Teil nebeneinander zu liegen, ein Vorgang, der an dem Ei der Fig. 20 oben rechts soeben einsetzt. Bei *Ciona*, an der ich die weiteren Vorgänge zunächst allein verfolgen möchte, ist diese Vermehrung der Zellen des primären Follikelepithels außerordentlich stark, so daß die Zellen das Ei bald in einer doppelten Schicht umgeben. In ihrem Bau weichen diese Zellen in keiner Weise von denjenigen ab, die das vorher beschriebene Follikelepithel bildeten. Fig. 21, Taf. 10 zeigt einen Ausschnitt aus einem Eirande mit stark vermehrten Follikelzellen in doppelter Lage. Die großen, runden, chromatinreichen Kerne mit wohl ausgebildetem Nucleolus deuten auf starke Tätigkeit. Nur in der Struktur des Plasmas weichen die Zellen insofern voneinander ab, als dasjenige der inneren Schicht schon etwas grobkörniger ist.

Wir haben es hier auf diesem wichtigen Stadium mit der Trennung der primären Follikelhülle in das eigentliche spätere Follikelepithel und die Testazellenschicht zu tun. Diese Scheidung geschieht durch die Bildung des Chorions, das also von den in doppelter Schicht liegenden, primären Follikelzellen abgeschieden wird. Auf dem Stadium der Fig. 21, Taf. 10 haben diese Zellen die sekundäre Eihaut schon zum größten Teile zwischen sich ausgeschieden, es sind aber auch noch einige Stellen davon frei, und die Bildung des Chorions ist hier Schritt für Schritt zu verfolgen. Sehr interessant und ein Beleg dafür, daß der Kern eine bedeutende Rolle bei der Tätigkeit der Zelle spielt, ist die Tatsache, daß die Kerne der Follikelzellen gerade an den Stellen dicht an den Zellgrenzen liegen, wo die Membran noch nicht ausgebildet ist. An diesen Punkten sind die Zellen offenbar noch mit der Abscheidung der Membran beschäftigt. Dieses Verhalten der Zellkerne entspricht

den bekannten Befunden von KORSCHOLT und HABERLANDT über die Bedeutung des Kerns für die Membranbildung.

Nicht bei jeder Konservierung erhielt ich die nötige Aufklärung über diese Verhältnisse. Ich verdanke sie allein der vorzüglichen Konservierung von zwar geschlechtsreifen, aber noch nicht allzu-großen aufgeschnittenen Tieren mit FLEMMING'scher, besser noch verdünnter FLEMMING'scher Lösung, die vor allen Dingen die Zellgrenzen gut erhält. An derartig behandelten Präparaten sah ich nicht selten Eier in diesem Stadium der Zerlegung des primären Follikelepithels durch die Chorionbildung, wobei der Vorgang natürlich in der ganzen primären Follikelhülle nicht überall gleich weit fortgeschritten ist. Oft beginnt die Absonderung erst an der einen Seite, während sie an einer anderen Stelle schon fast ihr Ende erreicht hat.

Nicht unerwähnt möchte ich lassen, daß die Teilfigg. 21 von *Ciona* und 30 von *Dendrodoa*, zu der ich später komme, nach zwei Schnitten gezeichnet sind, die die Eizelle sowohl wie ihr Keimbläschen im größten Durchmesser getroffen haben und auch verhältnismäßig dünn ($2-3\ \mu$) sind; die doppelte Lage der Follikelzellen ist also keine Täuschung. Auch der Einwand, daß das Chorion auf diesem Stadium schon vollständig gebildet sein kann und die von einer Membran freien Stellen nur dadurch vorgetäuscht werden, daß die Zellen und die Membran an diesen Stellen tangential vom Schnitt getroffen sind, erledigt sich ohne weiteres dadurch, daß auch die Follikelzellkerne alle annähernd in ihrem größten Durchmesser getroffen worden sind.

Der Verlauf des Chorions ist zunächst eine unregelmäßige Wellenlinie (Fig. 21, Taf. 10), genau den aneinanderstoßenden Zellen entsprechend. Allmählich jedoch rundet es sich mehr und mehr ab (Fig. 22, Taf. 11) und zeigt schließlich nichts mehr von der ursprünglichen Wellung (Fig. 23, Taf. 11). Die definitive Stärke erreicht es ziemlich schnell, wie überhaupt der ganze Vorgang sich in kurzer Zeit abspielen muß, da man im Verhältnis zu den vielen vorhergehenden und darauffolgenden Stadien nur wenige solcher Bildungsstadien findet. Sobald nun durch die Chorionbildung eine Trennung der Follikelzellen in 2 Gruppen stattgefunden hat, entwickeln sie sich in verschiedener Richtung weiter. Die Testazellen versorgen die Eizellen mit Nahrung, die sie ihnen, wie wir später sehen werden, von außen zuführen, während die Zellen des inneren Follikelepithels nach Abspaltung der äußeren Follikelhülle und teilweiser Degeneration sich sofort zu den sogenannten Schaumzellen

umbilden. So allein ist es zu erklären, daß auf Fig. 22, Taf. 11 und noch deutlicher Fig. 23, Taf. 11 viel weniger innere Follikel-epithelzellen als Testazellen vorhanden sind, obgleich zunächst nach der Teilung durch die Chorionbildung auf jeder Seite ungefähr die gleiche Anzahl vorhanden waren. Teilungen habe ich nach der Ausbildung des Chorions weder an den Testa- noch den Follikelzellen beobachtet.

Im Prinzip genau so erfolgt die Sonderung der Testazellen bei *Dendrodia* (Fig. 30, Taf. 11). Die Abbildung zeigt ein schon etwas weiter vorgeschrittenes Stadium; es ist nur noch eine Bildungsstätte vorhanden; aber auch hier ist die Bedeutung der Kerne für diesen Vorgang klar ersichtlich. Die Anzahl der Testazellen ist bedeutend kleiner (Fig. 31, Taf. 11) als bei *Ciona*, und da sie auf der Innenseite des Chorions keine kontinuierliche Schicht bilden, muß an denjenigen Stellen, die frei von Testazellen sind, die Membran allein von den zur inneren Follikelhülle werdenden Zellen ausgeschieden sein. Für die rege Beteiligung der Follikelzellen spricht auch die Lage ihrer Kerne an solchen Stellen, wo keine Testazellen liegen (Fig. 31, Taf. 11). Oft sieht man bei den nicht in einer geschlossenen Epithelschicht liegenden Testazellen von *Dendrodia* pseudopodienartige Fortsätze (Fig. 30, Taf. 11), die sie offenbar der Nahrung entgegenstrecken.

Diese Tatsachen sprechen, wie auch fast sämtliche Untersuchungen der neueren Zeit, deutlich dafür, daß die Testazellen von den Zellen des primären Follikelepithels abstammen. Ich will daher nicht mehr auf die vielen Arbeiten eingehen, nach denen „freie Zellbildung“ (KUPFFER [1870], METSCHNIKOFF [1872], v. DAVIDOFF [1887]), Bildung aus dem Dotter (FOL [1883a, b], SABATIER [1884], MAURICE u. SCHULGIN [1884]), freie Kernbildung aus dem Dotter (PIZON [1893]), Kernbildung aus emittierten Chromatinkörperchen des Keimbläschens (ROULE [1883, 1884, 1885]), vom Keimbläschen abgeschnürte „Nucleogemmen“ (v. DAVIDOFF [1889]), bei dieser Bildung vorliegen. Es waren in den meisten Fällen intravitelline Körper des Eiplasmas, ausgewanderte Nucleolen oder größere, basophile Plasmakörnchen, die diese Ansichten aufkommen ließen.

Von den Untersuchungen aus der neueren Zeit kommen die Beobachtungen von VAN BENEDEN u. JULIN (1887) und JULIN (1893) den meinigen am nächsten. Ihre fig. 14^{bis} f IV, tab. 15 zeigt die Trennung der Zellen der primären Follikelhülle bei *Clavelina* genau so wie meine Figuren, nur ist dort das Chorion schon an allen Stellen

gleichmäßig gebildet. Den Vorgang der Trennung selbst haben die Verfasser nicht beobachtet. Da die primären Follikelzellen vor, während und auch noch kurz nach der Bildung des Chorions keinerlei Unterschiede zeigen, läßt es sich natürlich auf Grund des morphologischen Befundes nicht entscheiden, ob man schon vor dem Auftreten der Membran bestimmte Zellen als Testazellen und andere als innere Follikelzellen ansprechen darf. Erst der Nachweis des Chorions berechtigt nach meiner Ansicht, von zwei verschiedenen Hüllen zu sprechen, und dieses tritt im Schnitt, wie Fig. 21, Taf. 10 und Fig. 30 u. 31, Taf. 11 zeigen, zuerst als eine Schlangenlinie zwischen den eng aneinandergepreßten Zellen des primären Follikel-epithels auf.

Außer der Figur und den Angaben von VAN BENEDEN u. JULIN (1887) finde ich in der Literatur weder Bilder noch Mitteilungen, die so direkt für den Bildungsvorgang der Testazellen sprächen, wie ich ihn oben beschrieben habe. Ich kann mir das nicht anders erklären, als daß den Forschern dieses nicht allzu häufige und eine vorzügliche Konservierung erfordernde Stadium entgangen ist, zumal die meisten, wie wir sogleich sehen werden, das kurz vorhergehende und darauffolgende Stadium als das der Testazellenbildung beschreiben.

Am wenigsten entfernen sich die Angaben JULIN's (1893) von den oben dargelegten. Er sieht nach FLODERUS (1896) die Zellen des primären Follikel-epithels sich mitotisch fast gleichzeitig vermehren und, nachdem sie wieder in Ruhe gekommen sind, sich auf eine regelmäßige Weise in zwei Schichten ordnen, während gleichzeitig zwischen ihnen eine dünne strukturlose Eimembran erscheint. Leider ist es mir unmöglich, die Bilder JULIN's mit meinen zu vergleichen, er hat aber nach den Angaben der Autoren offenbar beim Beobachten der Teilungen ein viel früheres, nachher ein viel späteres Stadium, etwa meiner Fig. 31 oder gar 32, Taf. 11 entsprechend, vor sich gehabt.

Alle anderen Beobachter, die die Testazellen aus dem primären Follikel-epithel ableiten, sprechen mehr oder weniger deutlich von einem Eindringen der Testazellen in das Ei-plasma. Nach MORGAN (1891) werden einzelne Zellen des Epithels nach innen verschoben, schnüren sich dann aber vollständig von der Follikelhülle ab und vermehren sich im Dotter durch Teilung, während vom Ei-plasma eine strukturlose Membran (= Chorion) abgeschieden wird. FLODERUS (1896) findet bei *Tethyum rusticum* Einbuchtungen von der Follikelzellenschicht, in denen Kerne liegen. Das Chorion ist auf diesem

Stadium ebenso wie bei *Microcosmus echinatus* schon gebildet. Auch für die übrigen Formen hält er die Anwesenheit des Chorions vor der Testazellenbildung für wahrscheinlich, kann es aber wegen der intensiven Färbung des Protoplasmas nicht sicher entscheiden. Auf dem nächsten Stadium sieht man eine Testazelle im Eioplasma liegen, von den übrigen Follikelzellen durch das Chorion getrennt. Sie muß nach FLODERUS also dieses offenbar vor sich her aufgelöst haben, hindurchgedrungen sein und es auf ihrer Außenseite wieder abgeschieden haben, ein Vorgang, der von vornherein sehr unwahrscheinlich ist, wie übrigens schon KORSCHULT u. HEIDER betonen. Nach der Zeichnung von FLODERUS (fig. 16, tab. 10, unten Tz) möchte ich annehmen, daß es sich bei dem Kern dieser Testazelle lediglich um eine Dotterkugel handelt, zumal er in der Größe auch von den ihn umgebenden Dotterkugeln kaum abweicht. Dann ist es aber wohl ziemlich sicher, daß hier das Stadium vorliegt, auf dem das Follikelepithel in starker Vermehrung begriffen ist, wobei einige Zellen aus dem Epithelverbände herausgedrängt werden, während das angebliche Chorion nichts anderes ist als die Membran, die auch ich bei *Dendrodoa* (s. S. 146 u. Fig. 29, Taf. 11) das primäre Follikelepithel gegen das Ei abgrenzen sah. Sie hat nichts mit dem Chorion zu tun, das erst viel später zwischen den Zellen des primären Follikelepithels entsteht.

BANCROFT (1899) sieht bei *Holozoa occidentalis* eine Anzahl der Kerne des primären Follikelepithels vom äußeren Rande nach innen wandern, wo sich dann eine kleine sie umgebende Plasmahülle mit ihnen von der primären Follikelhülle abschnürt. Kurz darauf wird das Chorion zwischen diesen eingewanderten und den äußeren Zellen ausgeschieden, worauf sich die Testazellen stark vermehren. BLUNTSCHLI (1904) sieht auch aus der primären Follikelzellenlage Zellen nach innen austreten, während seine nächste Figur schon das vollkommen ausgebildete und abgerundete Chorion zeigt. SCHAXEL (1910) spricht von einer Invasion der Testazellen und darauffolgender Abscheidung des Chorions. Seine fig. 16, tab. 19 stammt von einem Ei, das offenbar kurz vor der Chorionbildung steht, und kommt meinen Abbildungen nahe. Auch seine fig. 23, tab. 20 von *Tethyum* zeigt unten etwas Ähnliches. Offenbar fehlen aber hier, wie auch bei den oben zitierten Autoren, die Zwischenstadien, die wie meine Figg. 21 und 30 die beginnende Trennung der primären Follikelzellenlage durch die Chorionbildung darstellen, wodurch dann die Testazellen von den übrigen geschieden sind.

Diese Tatsachen der bisherigen Literatur sind also mit meinen Befunden durchaus vereinbar, jedoch ist es nach den Beobachtungen an zwei Tieren noch nicht möglich, allgemeinere Schlüsse für die Art der Testazellenbildung daraus zu ziehen, obgleich ja die Befunde von VAN BENEDEN u. JULIN auch dafür sprechen.

3. Die Testazellen.

Sobald nun die ursprünglich gleichartigen Zellen der primären Follikelzellige durch das Chorion getrennt worden sind, entwickeln sie sich in verschiedener Richtung. Die Kerne der Testazellen runden sich ab und haben bei *Dendrodoa* (Fig. 30, Taf. 11) stets mehrere Nucleolen, was vielleicht auf eine intensive Tätigkeit schließen läßt. Teilungen der Testazellen, wie sie MORGAN (1891), BANCROFT (1899) u. A. beschreiben, habe ich nie beobachten können. Sie sind bei *Dendrodoa*, wo ja die Anzahl der Testazellen keine sehr große ist (Fig. 31 u. 32, Taf. 11), wohl kaum zu erwarten, aber auch bei *Ciona* scheint mir eine genügende Anzahl abgeschieden zu sein, um das kontinuierliche Epithel bilden zu können, das man auf den späteren Stadien (Fig. 22 u. 23, Taf. 11) stets sieht. Oft war es mir nicht möglich, selbst bei vorzüglicher Konservierung mit FLEMMING'scher Lösung, die Grenzen zwischen den Testazellen festzustellen.

Die weiteren Umbildungen der Testazellen sind bei den von mir untersuchten Formen ziemlich einheitlich und die graduellen Unterschiede aus der verschiedenen Anzahl erklärlich. Schon in dem Plasma der Zellen des primären Follikelepithels treten bei *Ciona* Niederschläge auf, die mit zunehmender Einkapselung des Eies durch diese Zellen immer deutlicher werden. Bei Färbung mit Safranin sind sie schwach rot gefärbt, während sie bei Doppelfärbung mit Safranin-Lichtgrün auch dieses scheinbar noch aufnehmen, da sie dann einen schmutzigen dunklen Ton zeigen. So verhalten sich auch die Testazellen eine ganze Zeit lang nach ihrer Abscheidung. Das eigentliche Protoplasma dieser Zellen färbt sich auch mit Plasmafärbungen kaum, und man kann diese hellen Gebilde von dem durch seine basichromatischen Körnchen intensiv gefärbten Eiplasma leicht unterscheiden. Auch der Kern der Testazellen erleidet zunächst keine Veränderungen; er besitzt einen deutlichen Nucleolus und ringsumher Chromatinbrocken auf einem Gerüst. Erst auf späteren Stadien, wo die Dotterbildung zweifellos ihrem Ende nahe und das Ei fast ausgewachsen ist, zeigen sich Veränderungen

in den Testazellen. Es fällt zunächst die Abneigung des Kernes gegen jegliche Farbe auf. Mit Safranin färbt er sich kaum erkenntlich schwach rosa; ebenso färbt ihn Eisenhämatoxylin ein wenig schmutzig gelblich und zwar stets den ganzen Kern einheitlich; nur einige dunkle Körnchen sieht man öfter darin (Fig. 23, Taf. 11), die wahrscheinlich von dem zerfallenen Nucleolus herrühren. Die Protoplasmaniederschläge färben sich jetzt ein wenig deutlicher mit Safranin, sind aber immer noch heller als die des Eiplasmas. Die ganze Testazelle erscheint aufgelockert, und man hat den Eindruck als ob sie in Zerfall begriffen ist, wenngleich ich deutliche Vacuolen im Plasma nicht beobachten konnte.

Ähnlich sind die Vorgänge bei *Dendrodoa*. Hier färben sich die Niederschläge der Follikelhüllen etwas intensiver mit Lichtgrün, und zwar tingieren sich die nach der Testazellenabscheidung außerhalb des Chorions befindlichen zunächst viel stärker als die Testazellen (Fig. 30, Taf. 11). Erst nachdem sich die letzteren in Gruppen am Chorion angeordnet haben und nun hier wohl ihre Tätigkeit beginnen, findet ein allmählicher Ausgleich der Plasmafärbung statt (Fig. 31—33, Taf. 11). Nicht unwichtig scheint mir die öfter gemachte Beobachtung (Fig. 33, Taf. 11), daß die den Testazellen vorgelagerten Follikelzellen (in Fig. 33 also 3, der Kern der oberen ist nicht im größten Durchmesser getroffen) besonders groß und wohl ausgebildet sind (vgl. S. 157). Auf den späteren Stadien zeigen die Plasmakörnchen der Testazellen stärkere Neigung zur Aufnahme der Kernfarben, und schließlich deuten ähnliche Erscheinungen wie bei *Ciona* eine beginnende Degeneration an.

Am deutlichsten lassen sich die Umbildungen an den Testazellen von *Phallusiopsis mammillata* verfolgen, die bei dieser Ascidie außergewöhnlich groß sind (Fig. 28, Taf. 11). Sie liegen hier noch vereinzelter als bei *Dendrodoa* an der Innenseite des Chorions und, verhalten sich zu Anfang ebenso, wie ich es oben geschildert habe. Die beginnende Degeneration ist aber hier viel deutlicher erkennbar. Es treten nämlich gegen das Ende der Dotterbildung große Vacuolen in ihrem Plasma auf, die oft bedeutend größer als diejenigen der Follikelzellen sind. Zwischen diesen Vacuolen liegen die Niederschläge in Form größerer oder kleinerer Körnchen, die sich hier ziemlich intensiv mit Kernfarben, besonders mit Safranin färben. Auch der Kern macht den Eindruck, als ob seine Vitalität schwindet; denn ein Nucleolus ist nicht mehr vorhanden, und das Chromatin

liegt in großen Klumpen zwischen den Trümmern des scheinbar zerfallenen Netzes.

Beim Vergleich meiner Beobachtungen mit den Resultaten der vorhandenen Literatur will ich auch nur wieder die neueren Arbeiten berücksichtigen, da ja die Ansicht der älteren Autoren, nach denen aus diesen Zellen die Tunica des Tieres hervorgehen soll, endgültig widerlegt ist. Es kommen zunächst die Beobachtungen von FLODERUS (1896) in Betracht, der bei *Tethyum rusticum* in ihrem Protoplasma eosinophile Körnchen findet, die er für eingewanderte Dotterkugeln hält. Später ändern diese Körper ihre Farbenreaktion und sind deutlich durch Hämatoxylin färbbar. Die bei *Corella parallelogramma* gefundenen eosinophilen Gebilde hält er nicht für Dotterkugeln. Bei *Ciona* findet er die Verhältnisse nicht so deutlich, die meisten Körner sind fast achromatisch, dazwischen aber auch chromatische. Oft sieht er die Testazellen durch eine Art von Chromatolyse degenerieren. Es scheinen ihm nach diesen Befunden die Testazellen eine Art von rudimentären Bildungen zu sein. Die Frage nach ihrer eigentlichen Bedeutung läßt er aber offen.

BANCROFT (1899) sieht an den Testazellen von *Holozoa occidentalis* und *Tethyum montereyense* degenerative Prozesse auftreten. Es entstehen Vacuolen im Plasma, und bei der letzteren Form sieht er in den Vacuolen sowohl wie im Plasma selbst mit Kernfarben sich tingierende Körnchen auftreten. Er hält diese Zellen für Nährzellen, die dem Ei insbesondere zur Dotterbildung Nahrung zuführen.

BLUNTSCHLI (1904) läßt nach seinen Beobachtungen die Frage nach der Bedeutung der Testazellen auch offen. Er findet bei *Microcosmus vulgaris* kurz nach ihrer Bildung bei Safranin-Lichtgrün-Färbung grüne Niederschläge, die allmählich verschwinden, während an ihre Stelle kleine „saphraninophile Kugeln“ treten, mit denen sich die Zelle immer mehr anfüllt. Basisches wässriges Borax-Karmin-gemisch färbt diese Körnchen nicht. Sie sind also nach BLUNTSCHLI nicht absolut basophil und daher auch kein echtes Chromatin. Die Frage, ob es sich hierbei um rege Zelltätigkeit, also etwa um eine Produktion von Nährmaterial für die Eizelle oder um degenerative Prozesse, handelt, läßt er offen.

SCHAXEL (1910) stellt nun den Verlauf der Vorgänge gerade umgekehrt dar wie die übrigen Autoren. Er sieht, besonders bei *Tethyum*, das periphere, nach der Dotterbildung im Ei übrig bleibende Plasmachromatin in die Testazellen einwandern, wo dann die Körnchen einen schmutzigen Ton annehmen, bis schließlich die ganze

Zelle degeneriert und nur noch von glashellen, gelben Brocken erfüllt ist, die in großen Blasen liegen und jede Färbbarkeit verloren haben. Diesen Vorgang deutet er als Phagocytose. Die Testazellen sollen auf diese Weise das Plasmachromatin entfernen. Er nennt den vorliegenden Fall, „wo Zellen gleichsam hilfeleistend für einige Zeit der Eibildung beistehen, auxiliäre Eibildung, als einen Spezialfall der follikulären Eibildung“.

Mit Ausnahme dieser letzteren Auffassung scheinen mir nun die Beobachtungen der Autoren untereinander und auch mit den meinen, in den wesentlichsten Punkten wenigstens, übereinzustimmen. FLODERUS sowohl wie BLUNTSCHLI sehen in jungen Testazellen oxychromatische (Eosin, Lichtgrün) Niederschläge, die schwinden, wenn die Zellen älter werden, worauf dann bei beginnender Degeneration basophile Körnchen auftreten. BANCROFT beschreibt die letzteren ebenfalls deutlich, und auch SCHAXEL hat sie gesehen. Niemand aber, und auch ich kann diesen Befund SCHAXEL's nicht bestätigen, sah diese basophilen, denen des Eiplasmas offenbar ähnlich sehenden Körnchen aus dem Ei in die Testazellen einwandern, was BLUNTSCHLI sogar noch ausdrücklich hervorhebt. Ganz abgesehen davon, daß es nicht sicher feststeht, ob die basophilen Plasmakörnchen der Eizelle aus dem Kern emittiertes Chromatin sind (vgl. oben S. 138 ff.), ist auch nicht einzusehen, weshalb die Testazellen diese Körnchen aufnehmen sollen, wenn doch nicht alle entfernt werden, und manchmal noch ein beträchtlicher Rest nach vollendeter Dotterbildung im Ei plasma zurückbleibt. Diese Tatsache gibt um so mehr zu denken, als sie stets bei *Ciona* zu beobachten ist, wo die Testazellen in sehr großer Anzahl vorhanden sind und viel mehr aufnehmen können, als sie es scheinbar tun.

Ich möchte mich daher der Deutung von BANCROFT anschließen, der in den Testazellen ebenso wie in den Follikelzellen Nährzellen des Eies sieht, und zwar in dem Sinne, daß sie Nahrungsüberträger sind und vielleicht auch schon die Nahrung etwas umformen und für die Umwandlung in den Dotter vorbereiten. Während BANCROFT allein durch die Verwandtschaft der Testazellen mit den Follikelzellen und die später infolge der regen Zelltätigkeit einsetzenden degenerativen Prozesse zu diesem Schlusse kommt, glaube ich durch die oben erwähnten Tatsachen noch eine weitere Stütze für diese Ansicht gefunden zu haben. Die durch Eosin oder Lichtgrün färbbaren Niederschläge in den Follikel- und später auch in den Testazellen sind vielleicht nichts anderes als durch diese Zellen hindurch-

tretende und darin fixierte Nahrungsstoffe, die möglicherweise hierin schon umgewandelt werden. In der Eizelle tritt uns diese Nahrung, wie wir oben sahen, jedenfalls wieder in anderer Form entgegen, nämlich als Plasmakörnelerung, die sich mit Kernfarben färbt. Geht nun der Prozeß der Dotterbildung zu Ende, so wird natürlich die Nahrungszufuhr nicht sofort aufhören, und die Testazellen werden damit überhäuft. Dann bildet sich die nun nicht mehr abgegebene oder besser von der Eizelle nicht mehr aufgenommene Nahrung schon in den Testazellen zu den basophilen Körnern um, die ja mit denjenigen der Eizelle Ähnlichkeit haben. Der Grad der damit zugleich beginnenden Degeneration hängt vielleicht von der Intensität der bisherigen Tätigkeit der Zelle ab.

Für den Nährzellcharakter der Testazellen scheinen mir ferner noch zwingend die speziellen Verhältnisse bei *Ciona* zu sprechen. Sobald hier die Trennung in Testazellen und innere und äußere Follikelhülle stattgefunden hat, treten, wie später dargelegt wird, an den Zellen der inneren Follikelhülle Veränderungen auf, die andeuten, daß diese zur Nahrungsübertragung, geschweige denn Umbildung außerstande sind. Bald sind die Zellen der inneren Follikelzellenlage vollständig zu Schaumzellen umgebildet, während das Ei noch längst nicht seine definitive Größe erreicht hat. Will man nun nicht die nach meiner Ansicht sehr unwahrscheinliche Annahme machen, daß lediglich Dichtigkeitsunterschiede die Volumenzunahme der Eizelle bedingen und der aus den Plasmakörnelerungen hervorgegangene Dotter viel weniger dicht ist als diese, so muß man unbedingt annehmen, daß dem Ei noch zum Zwecke der Dotterbildung eine beträchtliche Menge Nahrung zugeführt wird, die bei *Ciona* der Hälfte der definitiven Eimasse gleichkommt. Eben wegen der Überwindung so beträchtlicher Nahrungsmengen und der Unbrauchbarkeit der inneren Follikelzellenlage sind die Testazellen in so großer Anzahl vorhanden und bilden an der Innenseite des Chorions ein kontinuierliches Epithel, das die Eizelle vollständig umschließt (Fig. 23, Taf. 11) und sie mit Nahrung versieht.

Von dieser Auffassung aus allein verständlich sind nun die Verhältnisse in der Ausbildung der Testazellen bei den anderen Ascidien. Die hier ferner in Betracht kommenden Arten *Dendrodia grossularia* und *Phallusia mammillata* haben keine ein kontinuierliches Epithel bildende Testazellenschicht, sondern die Testazellen liegen einzeln oder in Gruppen der Innenseite des Chorions an. Bei beiden Tieren ist aber auch offenbar keine so große Anzahl von

Testazellen nötig, da hier das nicht zu Schaumzellen umgewandelte innere Follikel-epithel auch an der Nahrungsübertragung teilnimmt. Dabei fiel mir nicht selten auf (Fig. 33, Taf. 11), daß den Testazellen besonders große, lebenskräftige Zellen vorgelagert sind, die ihnen scheinbar erst wieder die Nahrung zuführen. Das legt aber den Schluß nahe, daß die Nahrung durch die Testazellen in bestimmter, morphologisch nicht feststellbarer Weise vorbereitet wird.

Es sind also die Testazellen Nährzellen, die aus der primären Follikelzellenlage hervorgegangen sind. Die Scheidung dieser primären Hülle durch das Chorion geschieht offenbar deshalb, weil ein Teil dieser Zellen für eine andere Funktion umgebildet wird. Bei *Ciona* bilden sich sofort nach der Differenzierung die Follikelzellen zu den Schaumzellen um, die das im freien Wasser sich entwickelnde Ei in der Schwebe halten. Auch bei den Eiern von *Phallusia*, die sich ebenfalls im Wasser entwickeln, vacuolisieren sich die inneren und äußeren Follikelzellen, und den Testazellen fällt vornehmlich die Nahrungsübertragung zu. Anders dagegen sind die Verhältnisse bei *Dendrodoa*. Hier entwickeln sich die Eier im Cloakenraum des Muttertieres und haben also keinen Schwebeapparat nötig. Die inneren und äußeren Follikelzellen werden hier deshalb auch nicht als Schwebeapparat umgebildet und können als Nährzellen funktionieren.

Es läßt sich also bei diesen 3 untersuchten Formen jedenfalls ein bestimmtes Verhältnis zwischen Follikel- und Testazellenausbildung konstatieren. Bei *Phallusia*, wo die Vacuolisierung der inneren und äußeren Follikelzellenhülle sehr weit geht, werden vielleicht die Testazellen als Nährzellen stärker in Anspruch genommen, was sich an ihrer viel weitergehenden und schnelleren Degeneration zeigt (Fig. 28, Taf. 11). Bei *Ciona* dagegen, wo gleichfalls die Follikelzellen stark vacuolisieren und zu Schaumzellen werden, aber viel mehr Testazellen vorhanden sind, wird die einzelne Testazelle nicht so in Anspruch genommen, und ihre Degeneration geht daher nicht so weit wie bei *Phallusia*. Bei *Dendrodoa* schließlich, wo das innere Follikel-epithel überhaupt kaum Umbildungen erleidet, kann dieses im vollen Umfange als Nahrungsüberträger tätig sein, und die infolgedessen wenig in Anspruch genommenen Testazellen zeigen daher auch nur geringfügige Veränderungen.

Von diesen Tatsachen aus, die natürlich erst noch an reichhaltigerem Material nachgeprüft werden müssen, könnte man nun vielleicht Schlüsse auf die Art der Entwicklung der Ascidien ziehen.

Danach scheint mir die Entwicklung des Eies im freien Wasser der ursprünglichere Vorgang zu sein und somit auch die Ausbildung der Testazellen als kontinuierliche Nährzellenschicht. Infolge längeren Verweilens und beginnender Entwicklung der Eier im Cloakenraum hat sich dann das innere Follikelepithel immer geringer zu Schaumzellen umgebildet, und daher ist dann auch die Testazellenschicht mehr und mehr zurückgegangen. Ihre Zellen haben an Zahl abgenommen; und es deutet alles darauf hin, daß bei den Eiern, wie z. B. denen von *Dendrodoa*, die sich später im Cloakenraum¹⁾ entwickeln und deren inneres Follikelepithel sich während der Wachstumsperiode des Eies in der Richtung zu Schaumzellen kaum umbildet, die noch abgeschiedenen Testazellen nur noch eine geringe Bedeutung als Nährzellen haben.

Schließlich ist noch die öfter ausgesprochene Ansicht zu erwähnen, daß die Testazellen ursprünglich eine Art Placenta gewesen sein sollen. Dann ist aber nicht einzusehen, weshalb bei *Ciona*, deren Eier sich nicht im Muttertier entwickeln, so viel vorhanden sind, während sie bei *Dendrodoa*, wo bei der Entwicklung im Cloakenraum eine solche Funktion am ehesten in Betracht käme, beträchtlich zurückgebildet sind. Auch konnte ich keine Beobachtung machen, die für diese Ansicht spräche. — Man hat in ihnen dann noch Schutzzellen für das sich entwickelnde Ei sehen wollen. Es ist kein

1) Sehr deutlich sind auch die Beziehungen zwischen der Eiproduktion und der Art ihrer Entwicklung bei den verschiedenen Tieren. Die Eier von *Ciona* gelangen durch den Eileiter nach außen, werden im freien Wasser befruchtet und entwickeln sich hier zu Larven, die sich später festheften. Die Eiproduktion ist daher hier sehr groß, da ein beträchtlicher Teil im freien Wasser zugrunde geht. Auch stirbt das Tier nicht im Herbst ab, sondern überdauert den Winter und produziert im Frühjahr wieder Geschlechtsprodukte. Leider kann ich über die Länge des Lebens keine näheren Angaben machen.

Die Eier von *Dendrodoa* gelangen in die Cloake, werden hier befruchtet und entwickeln sich darin zu Larven. Hier ist die Wahrscheinlichkeit, daß jedes Ei sich zur Larve entwickelt, viel größer, und es werden daher im Vergleich zu *Ciona* nur wenig Eier produziert (vgl. z. B. die Anzahl auf den Schnitten Fig. 34 u. 35 von *Dendrodoa* und Fig. 36 von *Ciona*). Auch schrumpfen die Tiere im Herbst zusammen und gehen zugrunde. Ich fand zwar im Winter ebenfalls diese Tiere, aber nie große ausgewachsene, die im Sommer schon einmal Geschlechtszellen produziert hatten, wie bei *Ciona*, sondern nur kleine, die auf dem Stadium der Entwicklung, in dem sie der Winter überrascht, bis zum Frühjahr stehen bleiben.

Zweifel, daß sie als solche auch eine Rolle spielen können, besonders wenn sie ein geschlossenes Epithel bilden, aber ihre Hauptfunktion möchte ich doch mit BANCROFT in der Tätigkeit als Nährzellen beim Eiwachstum sehen, und zwar nicht nur wie dieser in den früheren Stadien, sondern auch später, wenn die Follikelzellen für andere Zwecke umgebildet sind und nicht mehr als Nährzellen funktionieren können.

Darüber, ob die Testazellen noch bei der Entwicklung des befruchteten Eies eine Rolle spielen, also etwa von den Blastomeren als Nahrung aufgenommen werden, wie das HEIDER (1893) an den Follikelzellen in der Embryonalentwicklung der Salpen beobachtet hat, habe ich keine Beobachtungen gemacht. Sollte dies tatsächlich einmal vorkommen, so scheint mir die Bedeutung der Testazellen als Nährzellen in diesem Sinne eine sekundäre zu sein, denn ich möchte mit BANCROFT sagen: „we have no right, a priori, to expect that cells which have worked so hard that they have lost their vitality — cells in which degenerative changes have set in — should become further involved in the developmental processes of the embryo.“

4. Das innere und äußere Follikelepithel.

Die nach der Chorionbildung auf der Außenseite dieser Membran liegenden Follikelzellen spalten sich nun wieder in zwei Schichten, die, ihrer Lage entsprechend, das innere und das äußere Follikelepithel genannt werden. Die Ausbildung dieser beiden Hüllen ist verschieden je nach der Bedeutung, die sie für die Eizellen der verschiedenen Tiere haben. Während sie bei *Ciona* (Fig. 23, Taf. 11) eine ganz verschiedene Umgestaltung erfahren, weichen sie bei *Dendrodoa* (Fig. 33, Taf. 11) und *Phallusia* (Fig. 28, Taf. 11) nicht so bedeutend in der Gestalt voneinander ab. Bei allen jedoch scheint mir die Trennung in der Weise vor sich zu gehen, daß einige Zellen sich am äußeren Rande abplatten. Zellteilungen habe ich auf diesem Stadium nie beobachtet. Auch zeigt ein Vergleich der Fig. 22 u. 23 von *Ciona*, wo beide Eier ungefähr im größten Durchmesser getroffen sind, daß die Summe der Zellen beider Schichten der Fig. 23 gleich der im wesentlichen noch einfachen Schicht des Eies der Fig. 22 ist. Für eine Herkunft der Zellen des äußeren Follikelepithels von denen der primären Follikelhülle spricht auch die Übereinstimmung der Kerne der beiden Zellen der Fig. 25, Taf. 11. Sie waren ursprünglich gleichartig, worauf dann die eine sich abplattete,

während die andere infolge von Vacuolenbildungen sehr an Volumen zunähm.

Die Umwandlungen der Zellen des inneren Follikelepithels von *Ciona* setzen ziemlich früh, sofort nach der Chorionbildung, ein. Zunächst sieht man (Fig. 22 u. 24, Taf. 11) in jeder Zelle eine große Vacuole auftreten, die den Kern zumeist weit an Größe übertrifft und einen beträchtlichen Teil der Zelle einnimmt. Fig. 25, Taf. 11 zeigt das nächste Stadium, wo um die erste große Vacuole herum einige weitere liegen, die verschieden groß sind. Offenbar kommt also diese schaumige Struktur der Zellen dadurch zustande, daß eine große Anzahl von Vacuolen, jede getrennt für sich, im Plasma entstehen, und nicht, wie FLODERUS (1896) meint, dadurch, daß der Inhalt der zunächst entstehenden großen sich durch dünne Protoplasma balken in immer kleinere Höhlungen trennt. Fig. 26, Taf. 11 zeigt dann die fertig ausgebildete Schaumzelle des Ovarialeies. Man kann bei starker Vergrößerung deutlich den Zusammenhang der einzelnen Protoplasmastränge beobachten, und zwar ist es um den Kern herum und an der Außenseite etwas intensiver gefärbt und mit Körnchen erfüllt, was doch noch auf eine Tätigkeit der Zelle hindeuten scheint. Auch der Kern erhält sich ziemlich lange normal, bis die Zelle die in Fig. 26, Taf. 11 abgebildete Gestalt angenommen hat. Ich möchte daher nicht, wie FLODERUS, diese Vacuolenbildung als eine Degenerationserscheinung der Zelle ansehen, sondern sie hat offenbar den Zweck, die inneren Follikelzellen zu Schaumzellen umzubilden, durch die sich später das Ei im Wasser schwebend erhält. Ist diese Umwandlung der Zellen ungefähr gleichzeitig mit dem Abschluß der Dotterbildung vollendet, dann treten allerdings an den Kernen auch Degenerationserscheinungen auf, die man als Chromatolyse bezeichnen kann. Je nach dem Fortschritt dieses Prozesses (Fig. 23, Taf. 11) sieht man in einer hellen Vacuole eine große Anzahl von Körnchen liegen, die oft einen schwach färbbaren einheitlichen Körper bilden. Ihre Lage in der vacuolisierten Zelle ist nicht einheitlich. Die einzelnen Zellen sind dann, kurz bevor das Ei das Ovarium verläßt, vollständig getrennt, deutlich abgerundet und nicht selten durch größere Zwischenräume voneinander geschieden.

Ähnlich sind die Vorgänge, die sich an der inneren Follikelzelle von *Phallusiopsis mamillata* abspielen. Auch hier treten im Protoplasma große Vacuolen auf, und die Kerne degenerieren (Fig. 28, Taf. 11). Ob die Veränderungen eben so weit wie bei

Ciona gehen, konnte ich an meinem Material leider nicht feststellen. Offenbar handelt es sich hier aber auch um eine Volumenvergrößerung, durch die das Ei, das sich ebenfalls im freien Wasser entwickelt, spezifisch leichter gemacht werden soll.

Ganz anderer Art sind nun die Umbildungen der Follikelhüllen bei *Dendrodoa*, deren Eier sich im Cloakenraum des Muttertieres entwickeln und keinen Schwebeapparat nötig haben. Vergleicht man die bei derselben Vergrößerung gezeichneten Figg. 30 und 33, so findet man, daß hier die innere und äußere Follikelhülle zusammen keinen größeren, ja eher kleineren Raum einnehmen als die ursprünglich das Chorion außen umgebende einfache Lage. Es sind diese Zellen hier nach der Ausbildung des Eies funktionslos, nehmen mehr und mehr an Größe ab und schrumpfen schließlich zusammen.

Die letzte der das Ascidien-Ei einschließenden Hüllen ist die äußere Follikelzellenlage. Sie ist, wie oben ausgeführt, ebenfalls aus den durch die Chorionbildung nach außen abgetrennten primären Follikelzellen hervorgegangen.

Bei *Ciona* fand ich auf Schnitten von nahezu vollständig ausgebildeten Eiern (Fig. 23, Taf. 11) diese Zellen als stark abgeplattete, linsenförmige Gebilde der Membran eng anliegen, die das Follikel-epithel außen umgibt. Auf etwas jüngeren Stadien (Fig. 25, Taf. 11) ist noch der Kern vollkommen lebensfähig, und auch ich hatte, wie schon FLODERUS, stets den Eindruck, als ob diese Zellen nach beiden Richtungen in die äußere Follikelmembran unmittelbar übergehen. Dieser Befund macht es mir sehr wahrscheinlich, daß die Follikelmembran bei dem Wachstum des Eies nicht von den in Vacuolisierung begriffenen Zellen des inneren Follikel-epithels durch Abscheidung erweitert wird, sondern in der Weise an Umfang zunimmt, daß die in ihr zerstreut liegenden äußeren Follikelzellen sie neu bilden.

Die Voraussetzung für diese Annahme ist, daß ursprünglich die Schaumzellen diese Membran abgeschieden haben, was mir aber nicht sehr wahrscheinlich ist. Nach den Befunden an meiner Fig. 23, Taf. 11, wo ziemlich regelmäßig zwischen zwei Schaumzellen ein Kern der äußeren Follikelhülle liegt, scheint mir diese Membran in Wirklichkeit gar keine Membran im morphologischen Sinne zu sein, sondern lediglich das aus stark gedehnten Zellen bestehende äußere Follikel-epithel. Dafür spricht auch die Tatsache, daß bei den beiden anderen untersuchten Tieren, wo die Ausbildung der Schaumzellen nicht so

weit geht oder überhaupt nicht stattfindet, auch eine solche Membran nicht ausgebildet wird.

Die einzelnen Zellen dieses äußeren Follikelepithels werden dann immer flacher und degenerieren schließlich auch. Dem abgelegten Ei sitzen diese Zellen nicht mehr an. Zwischen ihnen also und der inneren Follikelhülle findet die Trennung und Loslösung des Eies aus dem Ovarium statt. Die zurückbleibenden Zellen bilden ein Corpus luteum (in Fig. 37, Taf. 12 in den hellen, leeren Einestern erkennbar), das nach BANCROFT (1899) bald degeneriert und nach JULIN (1893) schließlich durch Phagocytose resorbiert wird.

Bei *Dendrodoa* (Fig. 33, Taf. 11) und *Phallusiopsis* (Fig. 28, Taf. 11) sind die Unterschiede in der Ausbildung der inneren und äußeren Follikelhülle nicht so weitgehend, ja vielleicht überhaupt kaum vorhanden. Die Kerne sind bei *Dendrodoa* kleiner als die der inneren Follikelzellen und etwas abgeplattet. Die beiden Hüllen liegen dichter aneinander und bilden zusammen eine mehr einheitliche Schicht, doch erfolgt dann die Loslösung wie bei *Ciona*.

Zusammenfassung der Beobachtungen.

In dem embryonalen Ovarium von *Ciona intestinalis* L., das dicht unter dem Körperepithel, in der von Magen und Darm gebildeten Schlinge liegt, wird zuerst eine einfache, zusammenhängende Keimzone gebildet, die sich später stark faltet. Der ursprüngliche Ovarialschlauch teilt sich in 3 gefaltete, sackähnliche Gebilde, die aber in dem ausgewachsenen, kompakten, mit Eiern aller Entwicklungsstadien angefüllten Ovarium nicht mehr als solche zu erkennen sind.

Die Ovarialanlage von *Dendrodoa* zeigt ursprünglich auch nur eine einzige Keimzone, die sich aber im Gegensatz zu der von *Ciona* nicht faltet. Das fertige Ovarium bildet mit den Hodenschläuchen eine von einem gemeinsamen Epithel eingeschlossene Genitaldrüse, in der später die ausgewachsenen Eier und Hodenschläuche unregelmäßig durcheinander liegen.

Die aus einem einschichtigen Epithel und stets gleichartig gebauten Zellen bestehenden Keimstränge gehen in eine Differenzierungszone über, in der die Trennung in Ei- und Follikelzellen erfolgt. Mitosen wurden darin nicht beobachtet. Der Kern der jungen Eizellen findet sich öfter, jedoch nicht regelmäßig im Synapsisstadium, das nie bei den Follikelzellen beobachtet wurde. Man kann daher vielleicht dieses Stadium als Ausdruck der beginnenden Differenzierung ansehen. Die Follikelzellen sind abortive Keimzellen.

In den jungen Eizellen wachsen zunächst Plasma und Kern, wobei letzterer stark an Chromatin zunimmt, das in Brocken auf dem Kerngerüst und an seiner Membran liegt, bis es schließlich in dem ausgewachsenen Keimbläschen seine Färbbarkeit verliert. In jedem Keimbläschen sind 2 exzentrisch gelagerte Nucleolen vorhanden, von denen der eine zuerst innerhalb der Kernmembran, später als kappenförmiger Körper dieser außen aufsitzt. Der Hauptnucleolus nimmt, der Chromatinzunahme entsprechend, ständig an Größe zu und beginnt sich zu vacuolisieren, sobald die Färbbarkeit des Chromatins abnimmt, was auf enge Beziehungen zwischen beiden Vorgängen hindeutet. Daneben kann bei *Ciona*, aber nur gelegentlich, Auswanderung von Nebennucleolen ins Plasma vorkommen. Die an älteren Keimbläschen beobachteten lappenartigen Fortsätze sind wahrscheinlich nicht reine Kunstprodukte, sondern ein Ausdruck der Tätigkeit des Keimbläschens bei dem Eiwachstum.

Das Plasma der Zellen des Keimepithels und der Differenzierungszone ist gleichmäßig und fein gekörnt. Sobald aber die Eizelle als solche deutlich von den übrigen zu unterscheiden ist, treten in ihr basophile Körnchen auf, die nun beständig zunehmen und wahrscheinlich eine Anhäufung der der Eizelle zugeführten überflüssigen Nahrung sind. Die Dotterbildung beginnt zentral, wenn auch nicht in unmittelbarer Nähe des Kernes, und mit ihrem Fortschritt nehmen die basichromatischen Körnchen ab, bis sie schließlich nur noch am Rande dichter liegen, wo sie als von den Follikel- und Testazellen zugeführte Nahrung erscheinen und sofort in Dotter übergeführt werden.

Den jungen Eiern legen sich einzelne Follikelmutterzellen an, die mit fortschreitender Vermehrung durch mitotische Teilungen ständig an Größe abnehmen, bis das Chromatin des Keimbläschens seine Färbbarkeit verliert. Bei *Dendrodoa* sind sie von der Eizelle durch eine Membran getrennt, die aber nichts mit dem später gebildeten Chorion zu tun hat. Noch ehe die Follikelzellen das Ei in kontinuierlicher Schicht umgeben, nehmen sie wieder bedeutend an Größe zu und vermehren sich so stark, daß sie in einer einfachen Schicht nicht mehr Platz haben. Zwischen den nebeneinanderliegenden Zellen wird dann in ganz charakteristischer Weise (s. S. 147 ff.) das Chorion abgeschieden und zwar, den linsenförmigen Zellkonturen entsprechend, zunächst in einer wellig gebogenen Linie. Zugleich mit der Chorionbildung sind die Testazellen von den übrigen Follikelzellen abgetrennt.

Bei *Ciona* umgeben die Testazellen, dem Chorion anliegend, das Ei in einem kontinuierlichen Epithel, während sie bei *Dendrodoa* und *Phallusiopsis* mehr oder weniger zerstreut liegen. Ihre Anzahl hängt von dem Grade der Umbildung der inneren Follikelzellen ab. Sie sind zunächst als Nahrungsüberträger lebhaft tätig und degenerieren schließlich, nachdem das Ei ausgewachsen ist.

Von den außerhalb des Chorions liegenden Zellen des primären Follikelepithels platten sich bei *Ciona* einige stark ab, wodurch eine Trennung in eine äußere und eine innere Follikelhülle zustande kommt. Die Zellen der inneren Follikelhülle vacuolisieren sich und dienen den sich im freien Wasser entwickelnden Eiern als Schwebeparat (*Ciona*). Bei denjenigen Eiern, die sich im Cloakenraum des Muttertieres entwickeln (*Dendrodoa*), schrumpfen sie zusammen. Die äußeren Follikelzellen sind bei *Phallusiopsis* und *Dendrodoa* nicht so deutlich wie bei *Ciona* als besondere Schicht von den übrigen Follikelhüllen zu unterscheiden. Durch die Trennung der inneren und der äußeren Follikelhülle, die im Ovarium zurückbleibt, wird schließlich das ausgebildete Ovarial-Ei frei und kann ausgestoßen werden.

Zum Schluß ist es mir eine angenehme Pflicht, meinen verehrten Lehrern. Herrn Geheimrat Prof. Dr. BRANDT, der mir freundlichst einen Arbeitsplatz überließ, mir alle Mittel des Instituts zur Verfügung stellte und meinen Untersuchungen großes Interesse entgegenbrachte, Herrn Prof. Dr. REIBISCH für seine freundliche Anteilnahme und nicht zum wenigsten Herrn Privatdozenten Dr. KAUTZSCH, der meine Aufmerksamkeit zuerst auf diesen Gegenstand lenkte und stets zu Rat und Beistand bereit war, meinen ergebensten Dank auszusprechen. Auch meinem Freunde, Herrn cand. med. P. RÖTTGER, möchte ich an dieser Stelle für die Anfertigung der Mikrophotogramme herzlich danken.

Nachwort.

Der Verfasser hat im November 1914 das Doktorexamen vor der philosophischen Fakultät der Universität Kiel bestanden, nachdem die vorstehende Arbeit als Dissertation angenommen worden war. Nach diesem Abschluß seiner akademischen Studien trat er ins Heer ein und ist im September 1916, als Leutnant der Reserve, bei einem Sturmangriff im Westen gefallen.

W. WERNICKE war ein bescheidener lebenswürdiger Mensch, den seine Studiengenossen und Lehrer alle gern hatten. Durch gewissenhaften Fleiß wie durch glückliche Anlagen in gleichem Maße ausgezeichnet, entwickelte er sich bald zu einem tüchtigen Forscher. Die vorliegenden Untersuchungen über die Eibildung der Ascidien zeigen, wie gründlich und mit wie klarem Blick er die gestellte Aufgabe verfolgte. Leider ist die Hoffnung, daß WERNICKE die so glücklich beschrittene Bahn wissenschaftlicher Forschung weiter verfolgen möge, nicht in Erfüllung gegangen: er hat, wie so viele andere wackere Jünglinge, sein Leben dem Vaterlande geopfert. Diese Arbeit wird sein Gedächtnis in unserer Wissenschaft erhalten; alle aber, die ihm persönlich nahe gestanden haben, werden dabei mit Wehmut und zugleich mit Stolz ihres guten Kameraden gedenken.

Kiel, im Oktober 1916.

K. BRANDT.

Literaturverzeichnis.

- BANCROFT, F. W., Ovogenesis in *Distaplia occidentalis* with remarks on other species, in: Bull. Mus. comp. Zool., Vol. 35, 1899—1900, p. 57—112, tab. 1—6.
- VAN BENEDEN, P.-J., Recherches sur l'embryogénie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples, in: Mém. Acad. Belgique, Vol. 20, 1847, p. 1—66, tab. 1—4.
- VAN BENEDEN, E., et CH. JULIN, Recherches sur la morphologie des Tuniciers, in: Arch. Biol., Vol. 6, 1887, p. 237—476, tab. 7—16.
- BLUNTSCHLI, H., Beobachtungen am Ovarialei der Monascidie *Cynthia microcosmus*, in: Morphol. Jahrb., Vol. 32, 1904, p. 391—450, tab. 9—10.
- BOURNE, G. C., *Oligotrema psammites*: a new Ascidian belonging to the family Molgulidae, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 47, 1904, p. 233—272, tab. 19—23.
- BOVERI, TH., Zellen-Studien. Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung, in: Jena. Ztschr., Vol. 24, 1890, p. 314—401, tab. 11—13.
- BRONN, H. G., Klassen und Ordnungen des Tier-Reiches, Vol. 3 (Suppl.). Tunicata (Manteltiere), bearb. von O. SEELIGER, fortges. von R. HARTMEYER, Lief. 1—98, Leipzig 1893—1911.
- CAULLERY, M., Sur les Ascidies composées du genre *Distaplia*, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 118, 1894, p. 598—600.

1) Diejenigen Werke, die mir im Original nicht zugänglich waren und deren Inhalt ich nur nach Referaten anderer Verfasser kenne, sind mit * bezeichnet.

- CONKLIN, E. G., The organization and cell-lineage of the Ascidian egg, in: Journ. Acad. nat. Sc. Philadelphia (2), Vol. 13, Part 1, 1905, p. 1—119, tab. 1—12.
- CRAMPTON, H. E., Studies upon the early history of the Ascidian egg, in: Journ. Morphol., Vol. 15, Suppl., 1899, p. 29—50.
- V. DAVIDOFF, M., Über freie Kernbildung in Zellen, in: SB. Ges. Morphol. Physiol., München, Vol. 3, Heft 1, 1887, p. 32.
- , Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva DELLA VALLE*, einer zusammengesetzten Ascidie. I. Die Reifung des Eies, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 9, 1889—1891, p. 113 bis 178, tab. 5 u. 6.
- FLEMING, J., The philosophy of zoology, Vol. 2, Edinburgh 1822.
- FLEMMING, W., Studien über Regeneration der Gewebe, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 24, 1884, p. 51—91, tab. 4.
- , Das Ei von *Ascidia canina*, in: Verh. anat. Ges. (Berlin), 1889 (Anat. Anz. Ergänzungsheft, Jg. 4, Jena), p. 13 u. 14.
- FLODERUS, M., Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 61, 1896, p. 163—260, tab. 10.
- FOL, H., Sur la formation des oeufs chez les Ascidies, in: Journ. Microgr., Vol. 1, 1877, No. 7, p. 281—283, tab. 2 fig. 5—8.
- , Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidies et chez d'autres animaux, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 96, 1883, p. 1069—1072.
- , Sur l'oeuf et ses enveloppes chez les Tuniciers, in: Rec. zool. Suisse, Vol. 1, 1884, p. 91—160, tab. 7—8, Remarques supplémentaires, p. 317—318.
- GANIN, M., Neue Tatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 20, 1870, p. 512—518.
- GIARD, A., Étude critique des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Vertébrés et des Tuniciers, in: Arch. Zool. expér., Vol. 1, 1872 (1872a), p. 233—288, tab. 7—9.
- , Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies, *ibid.* (1872b), p. 501—704, tab. 21—30.
- , Sur l'embryogénie des Ascidies du genre *Lithonephria*, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 92, 1881, p. 1350—1352.
- GIARDINA, A., Origine dell' oocyte e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*, in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., Vol. 18, 1901, p. 417—484, tab. 17—23.
- GÜNTHER, TH., Die Eibildung der Dytisciden, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Anat., 1910.
- HABERLANDT, G., Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen, Jena 1887.
- HÄCKER, V., Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. I. Über die biologische Bedeutung des Keimbläschenstadiums und über die Bildung der Vierergruppen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 41, 1893, p. 452—492, tab. 27—28.

- HÄCKER, V., Die Vorstadien der Reifung. (Zusammenfassende Untersuchungen über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschen-Nucleolen), *ibid.*, Vol. 45, 1895, p. 200—273, tab. 14—17.
- HEIDENHAIN, Plasma und Zelle. Eine allgemeine Anatomie der lebenden Masse, Lief. 1, Jena 1911.
- HEIDER, K., Die Bedeutung der Follikelzellen in der Embryonalentwicklung der Salpen, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, Jg. 1893.
- HERTWIG, O., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 7, 1873, p. 46—73, tab. 4—6.
- *JULIN, CH., Structure et développement des glandes sexuelles; ovogénèse, spermatogénèse et fécondation chez *Styelopsis grossularia*, in: Bull. sc. France Belgique, Vol. 25, 1893, p. 93.
- KOROTNEFF, A., Zur Embryologie von *Pyrosoma*, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 17, 1904—1906, p. 295—311, tab. 17—19.
- KORSCHULT, E., und K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil, 1. Aufl., Jena 1889—1893. Allg. Teil, 1. u. 2. Aufl., Lief. 1, 1902.
- KOWALEVSKY, A., Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (7), Vol. 10, No. 15, 1866, p. 1—19, tab. 1—3.
- , Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 7, 1871, p. 101—130, tab. 10—13.
- KROHN, A., Über die Entwicklung der Ascidien, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1852, p. 312—333, tab. 8 fig. 1—3.
- KUPFFER, C., Die Stammverwandschaft zwischen Ascidien und Wirbeltieren. Nach Untersuchungen über die Entwicklung von *Ascidia canina* (Zool. dan.), in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 6, 1870, p. 115 bis 172, tab. 8—10.
- , Zur Entwicklung der einfachen Ascidien, *ibid.*, Vol. 8, 1872, p. 358 bis 396, tab. 17.
- LACAZE-DUTHIERS, H., Les Ascidies simples des côtes de la France, in: Arch. Zool. expér., Vol. 3, 1874, p. 119—174.
- LAHILLE, F., Sur le système vasculaire colonial des Tuniciers, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 104, 1887, p. 239—242.
- v. LINNÉ, C., *Systema naturae*, ed. 12, Vol. 1, P. 2 (Insecta, Vermes), Holmiae 1767, p. 1087.
- LUBOSCH, W., Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nucleolarsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung, in: Erg. Anat. Entw., Vol. 11, 1901, p. 709—783.
- MACLEAY, W. S., Anatomical observations on the natural group of Tunicata with the description of three species collected in Fox-Channel during the late Northern Expedition, in: Trans. Linn. Soc. London, Vol. 14, 1824.

- MARÉCHAL, J., Sur l'ovogénèse des Sélaciens et de quelques autres Chordates, in: *Cellule*, Vol. 24, 1907, p. 1—239, tab. 1—11.
- MAURICE, CH., Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (*Fragaroides aurantiacum* n. sp.), in: *Arch. Biol.*, Vol. 8, 1888, p. 205—495, tab. 16—19.
- MAURICE, CH. et SCHULGIN, Embryogénie de l'*Amaroeccium proliferum*, in: *Ann. Sc. nat.* (6), Zool., Vol. 17, 1884, p. 1—46, tab. 9—10.
- METCALF, M. M., Notes on the morphology of Tunicata, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 13, Anat., 1900, p. 495—602.
- METSCHNIKOFF, E., Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 22, 1872, p. 339—347.
- MILNEEDWARDS, H., Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche, in: *Mém. Acad. Sc. Inst. France*, Vol. 18, 1842, p. 217—326, tab. 1—8.
- MORGAN, T. H., The origin of the test-cells of Ascidians, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 4, 1891, p. 195—204, tab. 8.
- MÜLLER, O. F., *Zoologiae Danicae Prodrömus*, Havniae 1776.
—, *Zoologia Danica*, Vol. 2, Havniae 1788.
- OBST, P., Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoïden, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 66, 1899, p. 161—213, tab. 12—13.
- PIZON, A., Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidés, in: *Ann. Sc. nat.* (7), Zool., Vol. 14, 1893, p. 1—386, tab. 1—9.
—, Evolution des éléments sexuels chez les Ascidies composées, in: *CR. Acad. Sc. Paris*, Vol. 119, 1894, p. 569—572.
—, Les membranes embryonnaires et les cellules de rebut chez les Molgules, *ibid.*, Vol. 122, 1896, p. 40—42.
- PLAYFAIR, J., Sur l'origine des „cellules du test“ dans l'oeuf de l'Ascidie, *Ref. in: Arch. Zool. expér.*, Vol. 10, Paris 1882, p. LXII—LXIV.
- POPOFF, M., Eibildung bei *Paludina vivipara* und *Chromidien* bei *Paludina* und *Helix*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 70, 1907, p. 43—129, tab. 4—8.
- ROULE, L., La structure de l'ovaire et la formation des oeufs chez les Phallusiadées, in: *CR. Acad. Sc. Paris*, Vol. 96, 1883, p. 1069—1072.
—, Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence, in: *Ann. Mus. Hist. nat. Marseille*, Zool., Vol. 2, Mém. 1, 1884.
—, Sur le développement des enveloppes ovulaires chez les Tuniciers, in: *Rec. zool. Suisse*, Vol. 2, 1885, p. 195—202.
- RÜCKERT, J., Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern, in: *Anat. Anz.*, Vol. 7, 1892, p. 107—158.
- SABATIER, A., Recherches sur l'oeuf des Ascidien, in: *Rev. Sc. nat.* (3), Vol. 2, 1883 (1883a), p. 348.
—, De l'ovogénèse chez les Ascidien, in: *CR. Acad. Sc. Paris*, Vol. 96, 1883 (1883b), p. 799—801.
—, Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers, in: *Rec. zool. Suisse* (1), Vol. 1, 1884, p. 423—458, tab. 22—23.

- SALENSKY, W., Über die Tätigkeit der Kalymmocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien, in: Festschr. LEUCKART, 1892, p. 109—120, tab. 14—15.
- , Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 11, 1895, p. 368—374 u. 488—630, tab. 17—24.
- , Études anatomiques sur les Appendiculaires I, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (8), Cl. phys. math., Vol. 13, No. 7, 1902—1903, p. 1—44, tab. 1—5.
- , — (Suite) II—IV, *ibid.*, Vol. 15, No. 1, 1904, p. 1—106, tab. 6—7.
- SAVIGNY, J.-C., Mémoires sur les animaux sans vertèbres, 2. Partie, fascicule 1, Paris 1816.
- SCHAXEL, J., Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildungen bei den Ascidien. Ein Beitrag zur Frage der Chromidien bei Metazoen, in: Arch. Zellforschung, Vol. 4, 1910, p. 265—308, tab. 19 bis 21.
- SEELIGER, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Eibildung und Knospung von *Clavelina lepadiformis*, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Vol. 85, Abt. 1, 1882, p. 361—413, tab. 1—3.
- DE SELYS-LONGCHAMPS et D. DAMAS, Recherches sur le développement postembryonnaire et l'anatomie définitive de „*Molgula ampulloides*“, in: Arch. Biol., Vol. 17, 1901, p. 385—480, tab. 13—15.
- SEMPER, C., Über die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 2, 1875, p. 1—24, tab. 1—2.
- SOMMER, A., Beobachtungen am überlebenden Ovarialei der Ascidien, in: Anat. Anz., Vol. 26, 1905, p. 1—8.
- STEPANOFF, P., Über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtselemente von *Phallusia*, in: Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg, Vol. 13, 1869, p. 209—218, mit 1 Taf.
- TRAUSTEDT, M. P. A., Vestindiske Ascidiae simplices, I. Abt. *Phallusiadae*, in: Vid. Meddel. natur. Foren. Kjöbenhavn, Jg. 1881, p. 257—288, tab. 4—5, 1882.
- , Vestindiske Ascidiae simplices, II. Abt. *Molgulidae* og *Cynthiadae*, *ibid.*, Jg. 1882, p. 108—136, tab. 5—6, 1883.
- USSOW, M., Zoologisch-embryologische Untersuchungen, in: Arch. Naturgesch., Jg. 41, Bd. 1, 1875, p. 1—18.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen wurden mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat entworfen und zwar Fig. 1—6 unter Anwendung eines SEIBERT'schen Mikroskops und Fig. 7—39 unter Benutzung ZEISS'scher Apochromatensysteme.

af äußere Follikelzelle

as Außenseite

chb Chorionbildung

chr Chromatin

e Eizelle

f Follikelzelle

is Innenseite

FL. = Fixierung mit FLEMMING'scher Lösung

FL. sch. = Fixierung mit schwacher FLEMMING'scher Lösung

Z. = Fixierung mit ZENKER'scher Lösung

HEID. = Färbung mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN

Safr. = Färbung mit Safranin

Apochr.-Imm. = Apochromat-Immersion, n. A. 1, 3, 2 mm

Obj. = Objektiv

Komp.-Ok. = Kompensationsokular

Ok. = Okular

Tafel 10.

Fig. 1. *Ciona intestinalis*, ca. 2 mm lang. Querschnitt aus der Mitte der Ovarialanlage. Einfache zusammenhängende Keimzone. Z. HEID. Obj. 5, Ok. 1.

Fig. 2. Wie Fig. 1. Querschnitt aus dem hinteren Ende der Ovarialanlage. Faltung des Keimepithels. Z. HEID. Obj. 5, Ok. 1.

Fig. 3. Wie Fig. 1. Querschnitt aus dem hinteren Ende der Ovarialanlage. Teilung des einfachen Ovarialschlauches in 2 getrennte Schläuche. Z. HEID. Obj. 5, Ok. 1.

Fig. 4. *Ciona intestinalis*, ca. 1,5 cm lang, noch nicht geschlechtsreifes Tier. Eine Falte des Ovarialschlauches mit Keimepithel, Differenzierungszone und größeren Eiern.

Fig. 5. *Dendrodoa grossularia*, ca. 1 mm lang. Querschnitt aus der Mitte der Ovarialanlage. Einfache zusammenhängende Keimzone.

Fig. 6. *Dendrodoa grossularia*, ca. 5 mm lang, noch nicht geschlechtsreifes Tier. Der ungefaltete Ovarialschlauch mit kleineren und größeren Eiern.

Fig. 7. *Ciona intestinalis*, ca. 1,5 cm lang, noch nicht geschlechtsreifes Tier. Einschichtiges Keimepithel.

Fig. 8. Wie Fig. 7. Blutzellen aus der Umgebung des Ovariums.

Fig. 9. Wie Fig. 7. Übergang des Keimepithels in die Differenzierungszone. Abrundung der Keimzellen. Oocyten in der Synapsis von Follikelzellen umgeben.

Fig. 10. Wie Fig. 7. Differenzierungszone. Junge Oocyten mit Follikelzellen. FL. sch. HEID. Apochr.-Imm., Komp.-Ok. 12.

Fig. 11. Wie Fig. 7. Junge Oocyten in der Synapsis. FL. sch. HEID. Apochr.-Imm., Komp.-Ok. 12.

Fig. 12. Wie Fig. 7. Junge Oocyten mit noch runder Follikelzelle. Erstes deutliches Auftreten der Plasmakörnelungen.

Fig. 13. Wie Fig. 7. Junge Oocyte mit Follikelzelle. Im Keimbläschen größerer und kleinerer Nucleolus.

Fig. 14. Wie Fig. 7. Junge Oocyte. Kappenförmiger Körper an der Kernmembran.

Fig. 15. Wie Fig. 7. Junge Oocyte mit ins Plasma eingedrungener Follikelzelle. In beiden Zellen 2 fast gleich große Nucleolen.

Fig. 16. Wie Fig. 7. Etwas größere abgeplattete Oocyte mit kappenförmigem Körper an der Kernmembran und stärkerer Plasmakörnelung.

Fig. 17. Wie Fig. 7. Keimbläschen eines Eies, das im Entwicklungsstadium zwischen den Eiern der Fig. 19 u. 20 steht. Zwei kappenförmige Körper an der Kernmembran. Vacuole im von Chromatin umlagerten Nucleolus.

Fig. 18. Wie Fig. 7. Größere Oocyte von mehreren Follikelzellen eingeschlossen. Stärkere Zunahme der Plasmakörnelungen. FL. sch. HEID. Apochr.-Imm., Komp.-Ok. 6.

Fig. 19. Wie Fig. 7. Oocyte. Nucleolus mit großer Vacuole, die von mehreren kleinen umgeben ist. Chromatin fast alles an der Kernmembran. Die Follikelzellen haben bei der raschen Vermehrung an Größe abgenommen.

Fig. 20. *Ciona intestinalis*, geschlechtsreifes Tier. Oocyte, nahezu von Follikelzellen eingeschlossen, die wieder an Größe zunehmen und zum Teil schon nebeneinander liegen. Das Keimbläschen besitzt Schaumstruktur, und im Nucleolus finden sich dunkle Körper. Auf der Kernmembran kappenförmiger Körper und auswandernde Nebennucleolen. Das Plasma erfüllen die basichromatischen Plasmakörnelungen in größter Menge. FL. HEID. Apochr.-Imm., Komp.-Ok. 6.

Fig. 21. Wie Fig. 20. Die Sonderung der Testazellen durch die Chorionbildung. Das Chorion ist als eine unterbrochene Wellenlinie, den Zellkonturen folgend, zwischen den primären Follikelzellen sichtbar. Die anliegenden Kerne bezeichnen Stätten der Bildung. FL. Safr. Apochr.-Imm., Komp.-Ok. 12.

Tafel 11.

Fig. 22. Wie Fig. 20. Ei mit ausgebildetem Chorion und kontinuierlicher Testazellenschicht. In den Follikelzellen treten große Vacuolen auf. Beginn der Dotterbildung und Abnahme der basichromatischen Plasmakörnelungen. FL. HEID. Apochr.-Imm., Komp.-Ok. 4.

Fig. 23. Wie Fig. 20. Ovarialei kurz vor der Ablage. Äußere Follikelzellenschicht als Membran; Schaum- und Testazellenschicht mit degenerierenden Kernen. In den Testazellen auch basichromatische Körnchen. Z. Safr.-Lichtgrün. Apochr.-Imm., Komp.-Ok.

Fig. 24. Wie Fig. 20. Die ersten großen Vacuolen in den inneren Follikelzellen kurz nach der Chorionbildung.

Fig. 25. Wie Fig. 20. Schaumzelle mit mehreren in Bildung begriffenen und ausgebildeten Vacuolen. Abgeplattete äußere Follikelzelle.

Fig. 26. Wie Fig. 20. Ausgebildete Schaumzelle.

Fig. 27. *Ciona intestinalis*, ca. 1,5 cm lang, noch nicht geschlechtsreifes Tier. Follikelzelle in Mitose. FL. sch. HEID. Apochr.-Imm., Komp.-Ok. 12.

Fig. 28. *Phallusiopsis mammillata*, geschlechtsreifes Tier. Große Testazellen mit Vacuolen und basichromatischen Brocken. Auch in den Zellen des inneren Follikelepithels Vacuolen.

Fig. 29. *Dendrodoa grossularia*, ca. 5 mm lang, noch nicht geschlechtsreifes Tier. Oocyte mit Membran und einigen Follikelzellen, deren Kerne groß sind und 2 Nucleolen enthalten. Im Keimbläschen mehrere Nebennucleolen.

Fig. 30. *Dendrodoa grossularia*, geschlechtsreifes Tier. Die Sonderung der Testazellen durch die Chorionbildung. Abscheidung des Chorions unter dem Einfluß der Kerne. Testazelle mit pseudopodienartigem Fortsatz.

Fig. 31. Wie Fig. 30. Ei mit soeben ausgebildetem Chorion. Keimbläschen mit lappenartigen Fortsätzen.

Fig. 32. Wie Fig. 30. Ei mit vollständig ausgebildetem Chorion. Testazellen in Gruppen am Chorion. Hauptnucleolus beginnt sich zu vacuolisieren.

Fig. 33. Wie Fig. 30. Ausschnitt aus dem Rande eines fast ausgewachsenen Ovarialeies. Testazelle mit basophilen Brocken im Plasma. Ihr vorgelagert 3 besonders große Follikelzellen.

Tafel 12.

Fig. 34. *Dendrodoa grossularia*, geschlechtsreifes Tier. Genitaldrüse. Die ausgewachsenen Eier sind zwischen die Hodenschläuche eingedrungen, die die ersteren umgeben. Photogramm.

Fig. 35. Wie Fig. 34. Genitaldrüse. Die Hodenschläuche sind wieder zwischen die Eier gedrungen. Photogramm.

Fig. 36. *Ciona intestinalis*, geschlechtsreifes Tier. Ovarium mit Eiern aller Entwicklungsstadien. Photogramm.

Fig. 37. *Phallusiopsis mammillata*, geschlechtsreifes Tier. Einester eines Ovariums mit Eiern aller Entwicklungsstadien. Photogramm.

Fig. 38. *Ciona intestinalis*, ca. 1,5 cm langes Tier. Junges Ovarium aus 3 deutlich getrennten Schläuchen bestehend in der Magendarmschlinge. Photogramm.

Fig. 39. Wie Fig. 38. Einige Falten des Ovarialschlauches mit Keimepithel, Differenzierungszone und größeren Eiern. Photogramm.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Flügeldecken der Coleopteren.

Eine kritische Studie.

Von

Dr. med. et phil. **Kremer** (Stelberg, Bez. Cöln).

Mit Tafel 13–19 und 1 Abbildung im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	176
II. Material und Untersuchungsmethoden	177
III. Historischer Teil	180
IV. Kritischer Teil.	
1. Kritische Untersuchungen zu SCHULZE's „Studien über tierische Körper der Carotingruppe. I. Insecta“.	
a) Einleitung.	195
b) „Carotingewebe“ oder Fettkörper?	198
c) Histogenese des Flügeldeckenfettkörpers	202
d) Die „Carotinzelle“, ihr Wesen und ihre Bedeutung	207
e) Die SCHULZE'schen Zellteilungen	209
f) Kritik der SCHULZE'schen Untersuchungsmethode	212
g) Über einige Färbungserscheinungen bei Insecten	221
2. Bemerkungen zu SCHULZE's „Chitin- und Cuticularstrukturen bei Insekten“.	
a) Einleitung.	227
b) SCHULZE's Typus I (<i>Melasoma</i>).	228
c) SCHULZE's Typus III (<i>Cicindela</i>)	230
d) Das Flügeldeckenskelet der Coleopteren	233

3. Kritik und Bemerkungen zu SCHULZE's „Studien über tierische Körper der Carotin-Xanthophyllgruppe. II“.	
a) Einleitung	238
b) SCHULZE's „Carotingewebe“ eine vorläufige Bezeichnung!	240
c) SCHULZE läßt den Fettkörper ebenfalls in den Elytren erscheinen	243
d) Die „Carotinzellen“ Homologa der Önocyten?	247
e) „Zwischenkerne“, „Tracheenendcapillaren“, „Außen-“ und „Innenkern“	249
V. Allgemeine Schlußbetrachtungen	255

I. Einleitung.

In einer vorhergehenden Abhandlung, die sich vorzugsweise mit dem Flügeldeckengewebe der Coccinelliden befaßte, konnte ich, ohne weiterhin einer kritischen Prüfung dieser Fragen näher treten zu wollen, kurz auf die Diskrepanz in den Meinungen hindeuten, die sich mit den von P. SCHULZE bei den Chrysomeliden angezeigten Resultaten ergeben hatte. Auffallenderweise fand ich bei *Chrysomela polita* die SCHULZE'schen Angaben nicht bestätigt, und es kamen nach meiner Ansicht auch hier den Coccinelliden vollkommen analoge Verhältnisse in Betracht.

Diesen meinen Befunden trat daraufhin SCHULZE in einem kurzen Referate auf das entschiedenste entgegen, indem er nicht nur seine Beobachtungen an den Chrysomeliden nochmals betonte, sondern, ohne wenigstens auch nur eine stichhaltige Begründung anführen zu können, seine Ergebnisse größtenteils auch der Familie der Coccinelliden zusprach, wobei er sogar schließlich auf Grund einiger „Stichproben“ zu der Auslassung sich berechtigt fühlte, daß die Verhältnisse bei den Coccinelliden „dringend“ einer Nachprüfung bedürften.

Diese offenbar ohne jede exakte Beweisführung ausgestoßene Behauptung konnte lediglich nur das eine Ziel im Auge haben, meine wohlbegründeten Resultate vor dem Forum der Wissenschaft zu diskreditieren, ein Verhalten, gegen welches ich im Rahmen dieser Untersuchung kategorisch und gewiß mit guten Gründen Stellung nehmen und peremptorisch Verwahrung einlegen muß.

Bevor ich mich jedoch der Diskutierung der SCHULZE'schen Arbeiten zuwende, halte ich es für angebracht, erst den Leser mit der einschlägigen Literatur kursorisch bekannt zu machen, nicht nur, weil SCHULZE sich über schwer zu umgehende Literaturnach-

weise dilatorisch hinwegsetzt, sondern vor allem, weil der uneingeführte und unbefangene Leser meines Erachtens einer literarischen Einführung bedarf, wenn er sich in einem ihm zufällig fremden Wissensgebiete zurechtfinden und nach reiflicher Überlegung sine ira et studio ein Urteil zu fällen sich befähigt fühlen will.

Doch nicht allein polemische Motive ergaben den Anstoß zu dieser Arbeit. Seit langer Zeit erscheint eine literarhistorische Einführung in das Gebiet der Flügeldecken höchst wünschenswert, da bei einzelnen Autoren immer wieder längst bekannte Tatsachen mit dem Reiz des Neuen angepriesen und mit immer mehr verwirrenden Termini bedacht werden.

Zu alledem werde ich selbst im Laufe dieser Abhandlung, sowohl im literarischen als auch im polemischen Teile, Gelegenheit nehmen, neben eigenen, inzwischen weiter ausgebauten Forschungsergebnissen auch auf die diesbezüglichen Verhältnisse bei anderen Gruppen von Lebewesen kurz hinzuweisen. Solche und ähnliche, meistens an die Angaben von Autoren sich anlehrende Einschaltungen mögen an ihrer Stelle als kurze Episoden aufgefaßt und geduldet werden.

II. Material und Untersuchungsmethoden.

Zu Beginn dieser meiner Studien richtete sich mein Bestreben vor allem dahin, mir entwicklungsgeschichtlich lückenloses Untersuchungsmaterial an Larven, Puppen und Imagines zu sichern, um an kontinuierlich sich aneinanderreihenden Schnittserien die Histogenese der in Frage kommenden Gewebe möglichst genau verfolgen zu können. Mein Hauptaugenmerk wandte ich hierbei den Chrysomeliden und mehr aus praktischen Gründen speziell unter diesen dem auch von SCHULZE bevorzugten *Melasoma vigintipunctatum* Scop. zu, einerseits, um von vornherein jeden Irrtum ausschalten zu können, andernteils, um mich der SCHULZE'schen Untersuchung nach Möglichkeit anzupassen. Weiterhin wurden noch folgende Chrysomeliden durchforscht:

Chrysomela polita L., *Melasoma aeneum* L.,

Gonioctena viminalis L., *Melasoma populi* L.

Zu alledem lieferten mir auch hier wiederum die bei der vorigen Arbeit von mir herangezogenen Coccinelliden manche wertvolle Einzeltatsachen.

Dieses nach und nach aus der Umgebung von Berlin eingebrachte und zumeist zu bestimmten Stadien herangezüchtete Material unterwarf ich zum größten Teil einem altbewährten und besonders brauchbar sich erweisenden Konservierungs- und Färbeverfahren, um möglichst

einheitliche, von mikrochemischen Zufälligkeiten befreite Bilder zu erzielen. Es sei hierbei betont, daß mein Bestreben auch dahin ging, daß die Fixierungs- und Färbedauer tunlichst innegehalten wurde. Um mich außerdem aber noch von den eventuellen Launen einer einzigen Konservierungs- und Färbetechnik vollends zu emanzipieren, stellte ich überdies noch Parallelserien her, welche mit anderen mikrochemischen Methoden behandelten Objekten ihren Ursprung verdankten.

Bei den Images gestaltete sich die Untersuchungsmethode von vornherein insofern etwas komplizierter, als dort die Flügeldecken sowohl lebendfrisch als auch an Totalpräparaten wie Schnitten und gleichfalls das Abdomen zur Durchforschung mit herangezogen werden mußten. Am bequemsten gelangte ich hier auf folgende Weise zum Ziele. Die Hälfte der einen Flügeldecke wurde lebend beobachtet und photographiert, um stets ein Vergleichsbild vorrätig zu halten die andere Hälfte verwandte ich zu einem Hämatoxylin-Totalpräparate, während mir nunmehr noch die zweite Elytre nebst dem Abdomen usw. zu Serienschnitten zur Verfügung standen. Mochte diese Methode von vornherein auch noch so hohe Anforderungen an Geduld und Zeit stellen, so erschien mir dennoch ihre Anwendung um so dringender geboten, als sie mir die sicherste Grundlage zu fehlerfreien Beobachtungen darzubieten schien, da sie nicht nur die bestmögliche Ausbeutung des Materials besagte, als auch vielmehr die stete Kontrolle aller durch sie erzielten Einzelbeobachtungen involvierte.

Die Mehrzahl meiner Objekte fixierte ich in dem auch von SCHULZE angewandten CARNOY'schen Gemische (6 Teile Alc. abs., 3 Teile Chloroform, 1 Teil Essigäther) und färbte nachher die mit Eiweißglyzerin aufgeklebten Schnittserien in DELAFIELD'schem Hämatoxylin und nach VAN GIESON. Hierbei halte ich für erwähnenswert, daß eine ca. halbstündige Einwirkung erst eine genügende Durchfixierung des hier in Frage kommenden Fettkörpers hervorbrachte. Nebenher bediente ich mich zur Konservierung eines Formolchromessigsäuregemisches (1 Teil Formol, 2 Teile 1prozentige Chromsäure, 4 Prozent Eisessig) nach VOGEL (in: Z. wiss. Zool., Vol. 98, 1911), woran ich erfolgreich eine Färbung mit Hämatoxylin und Eosin anschloß. Auch gegenüber den mit CARNOY behandelten Objekten muß ich diesem letzteren Tinktionsverfahren unbedingt den Vorzug geben, weil es eine höchst einfache und kontrastreiche Durchfärbung zuläßt und auch im Gegensatze zu VAN GIESON nicht so sehr zur schnellen Ausblassung der Präparate Veranlassung gibt.

Die Behandlung mit Formolchromessigsäure mag anfänglich insofern auf Überraschungen stoßen, als sie etwas schwieriger in das Material einzudringen pflegt. Um auch diesem Übelstande erfolgreich begegnen zu können, bediente ich mich eines kleinen Kunstgriffes. Nachdem ich die Objekte kurze Zeit in diesem Gemische belassen, durchtrennte ich bei den Imagines Kopf, Brust und Abdomen und löste ebenfalls die Flügeldecken ab, während die Larven je nach ihrer Größe meistens in zwei oder in auch noch mehrere Teilstücke zerlegt wurden. Diese auf solche Weise erhaltenen Stücke übertrug ich darauf, die einzelnen Stadien genau gesondert, in ein kleines, improvisiertes Gazebeutelchen, das ich mit einer Heftklammer schloß, um es darauf in einem mit Formolchromessigsäure beschickten Glasröhrchen unterzutauchen. Auf diese Weise gelang es mir, eine auf einer möglichst guten Durchtränkung beruhende brillante Konservierung zu erzielen. Diese Röhrchen stellte ich nunmehr sieben Stunden in den Wärmeschrank und wechselte das Reagens in der Regel dreimal. Hierauf wurde ein bis zwei Stunden in fließendem Wasser abgespült und dann in Alkohol von steigender Konzentration übergeführt, wobei ich jede Stufe einen Tag einwirken ließ. Bei diesen Manipulationen erwiesen sich die Gazebeutelchen auch insoweit als sehr brauchbar, als die Objekte nicht weggespült werden konnten, wodurch hinwiederum ein sicheres und schnelleres Arbeiten gewährleistet erschien.

Von dem auf solche Weise behandelten Material gewann ich Schnittpräparate, die in jeder Hinsicht auch den verwöhntesten Ansprüchen an gute Konservierung der Gewebe gerecht zu werden wußten. Zu ihrer Färbung erwies sich die progressive Verwendung von DELAFIELD'schem Hämatoxylin (1—2 Minuten) und eine daran anschließende Behandlung mit einer nicht zu starken wässerigen Eosinlösung (5 Minuten) am geeignetsten. Zur Aufhellung verwandte ich zumeist noch Nelkenöl.

Um die Objekte möglichst innig mit den betreffenden Reagentien durchtränken zu können, wurden sie je 3—5 Tage in Chloroform, in Chloroform + Paraffin und in reinem Paraffin belassen, wobei ich letzteres einmal erneuerte. Als Einbettungsmittel gebrauchte ich stets Paraffin von gewöhnlichem Schmelzpunkte und montierte die auf einem einfachen JUNG'schen Schlittenmikrotom gewonnenen Schnittserien nach ihrer Färbung in Canadabalsam.

Beim Mikrotomieren kommt es nach meiner Erfahrung neben einiger Technik vor allem auf ein gut vorbehandeltes wie einge-

bettetes Material an, auf welches man kaum genügend Sorgfalt verwenden kann. Allerdings stellt die Bearbeitung besonders von älteren Elytren nicht zu unterschätzende Anforderungen an Geduld und Zeit, und dies noch in verstärktem Maße, wenn man nur allein mit Flachschnitten zum Ziele kommen kann. Ist es doch leicht einzusehen, daß, je flacher der Schnitt geführt wird, auch in demselben Verhältnisse die Dicke der zu durchtrennenden Chitinfläche zunimmt. Trotz alledem gelingt es auch hier meist schnell, der anfänglichen Schwierigkeiten Herr zu werden, so daß Fehlresultate bei genügender Schärfe des Messers überhaupt vermieden werden können. So konnte ich beim Schneiden selbst des so vielfach angewandten Mastixkollodiums vollkommen entraten.

III. Historischer Teil.

In diesem Abschnitte möchte ich eine gedrängte Übersicht der bisher vorliegenden Literatur über den anatomischen Aufbau der Käferflügeldecken zu geben versuchen. Hierbei muß ich aber ausdrücklich betonen, daß diese in chronologischer Reihenfolge dargelegten Angaben durchaus keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen wollen und können. Die ersten Aufzeichnungen solcher wissenschaftlichen Untersuchungen datieren meines Wissens vor nunmehr 160 Jahren.

SWAMMERDAMM (1752) suchte sich den Bau der Deckflügel dadurch klar zu machen, daß er sie vermittels einer Lupe gegen das Tageslicht betrachtete. Hierbei glaubte er, in der Regel drei Tracheenstämme zwischen den beiden Schalen unterscheiden zu können, nämlich in der Mitte einen kürzeren und zwei zu beiden Seiten. An diesen scheinen ihm sogenannte Luftbläschen hervorzusprießen, die bei der Durchsicht ein nach seiner Ansicht auf dem mechanischen Drucke der beiden Schalen beruhendes, plattes Aussehen gewinnen. Offenbar handelt es sich hierbei um kohärente Fettkörperzellen, die von älteren Autoren ja des öfteren als Lungen- oder Luftbläschen angesprochen wurden, eine Tatsache, die neuerdings QUIEL (1915) bei seinen Untersuchungen an Collembolen ebenfalls in Erwägung zieht.

Die enge topographische Beziehung des Tracheensystems zu den Elementen des Corpus adiposum zeigt Fig. A, welche nach einer lebenden Winterflügeldecke der Coccinellide *Harmonia quadripunctata* PONT. angefertigt wurde. Der Verlauf der Tracheenverzweigungen mit den ihnen adhärennten Fettkörperlappen kommt hier deutlich

zum Ausdruck, ein Verhalten, das an die innige Beziehung von Fettzellen und Blutcapillaren bei den Wirbeltieren erinnert (TOLDT 1870). Nebenbei imponiert hier die enorme Spärlichkeit des während der Sommermonate so überaus reichlich vertretenen Fettgewebes, welches dann in Verbindung mit seinen reichlichen Reservestoffen dem forschenden Auge ein undurchdringbares Hindernis entgegengesetzt.



Fig. A.

Bei unserer Abbildung treten aber wieder die einzelnen Zellen in Erscheinung, von denen hier allerdings nur mehr ein spärlicher Rest anzutreffen ist, ein Beweis, welche starke Rückbildung der Flügel-fettkörper bereits erfahren hat. Hierbei hat es den Anschein, als wenn mit dem Schwunde des Fettgewebes auch die zuführenden Tracheen sich verloren hätten. Die von SWAMMERDAMM hervor-gehobene Abflachung der einzelnen Zellen kommt wohl dadurch zu-stande, daß wir bei der Durchleuchtung einer Flügeldecke nur die Projektionsbilder dieser Elemente gewinnen können, wodurch die

zur Projektionsfläche senkrechte Ebene uns nicht zum Bewußtsein kommen kann.

ODIER (1821) behandelte die Elytren verschiedener Käfer mit Alkohol oder Äther, ließ die Flüssigkeit abtrocknen und erhielt auf solche Weise als Residuum ein gefärbtes Öl, das bei *Melolontha vulgaris* einen braunen, bei *Crioceris merdigera* einen roten und bei *Lytta resicatoria* einen grünen Ton zeigte. Auf Grund dieser einfachen Versuche, die sich leicht wiederholen lassen, glaubte er als die Ursache der verschiedenen Flügeldeckenfarben gefärbte Öle annehmen zu können.

DESCHAMPS (1845) kann die vorige Annahme an *Melolontha*, *Aphodias*, *Lema*, *Lytta*, *Apate*, *Clerus*, *Cercomona*, *Mylabris*, *Chrysomela* u. a. bestätigen.

NICOLET (1847) beobachtete eine eigentümliche Molekularbewegung in den Flügeldecken einer lebenden *Coccinella bipunctata*, deren Elytren er, ohne sie vom Körper zu trennen, dergestalt unter dem Mikroskope zu orientieren verstand, daß er die inneren Lebensvorgänge genau verfolgen konnte. Besonders deutlich trat dieses Phänomen hervor, wenn er unter Zuhilfenahme eines Heliostaten einen stärkeren Lichtstrahl durch die Flügeldecke fallen ließ.

SCHULZE, der diese Erscheinung bei der von mir untersuchten *Harmonia quadripunctata* PONT. beobachtete, erklärt sie sich im Gegensatz zu NICOLET, der in ihr die Bewegung des Blutes in den Elytren sah, folgendermaßen:

„Zu erwähnen wäre noch, daß sich in dem Fettkörper dieser Art oft ganze Scharen eines intrazellulären Symbionten vorfinden, der beim Auswandern der Carotinocyten aus demselben mitgeht, sie dicht umdrängt, mit ihnen in die Flügeldecken gelangt und dort einen lebhaften Tanz aufführt. Wahrscheinlich handelt es sich um ein Bakterium.“

Diese SCHULZE'sche Angabe ist irrtümlich, da ich in keiner Körperregion dieser aufs eingehendste durchforschten Species weder Bakterien noch intracelluläre Symbionten jemals habe ausfindig machen können.

Ich hatte jedoch des öfteren Gelegenheit, auch dieses NICOLET'sche Phänomen besonders bei ganz frisch abgeschnittenen Flügeldecken verfolgen zu können, und bin zu der Überzeugung gelangt, daß wir es hier mit der Bewegung von Elementarkörnchen, hauptsächlich kleinster Fettröpfchen, zu tun haben. Das Hin- und Hertanzen teilen sie mit allen in der Blutflüssigkeit suspendierten kleinsten

Körnchen, mögen diese nun organischer oder anorganischer Natur sein (ORTH, 1887).

Außerdem gibt aber NICOLET noch einige andere bemerkenswerte anatomische Befunde an. So bemerkt er unter anderem, daß den Elytren durchweg vier Tracheenstämme zukommen und daß ihre obere Lamelle aus parallelen Lagen zusammengesetzt ist. Allerdings will er die Deckflügelfärbung nur den Cuticularpigmenten zusprechen, obgleich er die ambragelbe Farbe der Blutflüssigkeit doch ausdrücklich hervorhebt.

Daß aber bei *Coccinella bipunctata* das lebende Gewebe wesentlich zur Färbung ihrer Elytren beiträgt, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man sich von frischen Flügeldecken mit einem Rasiermesser möglichst dünne Querschnitte anfertigt. Hierbei zeigt der im interlamellösen Raume deponierte Fettkörper eine solche intensiv rote Leuchtkraft, daß dem gegenüber auch das am stärksten ausgebildete Cuticularpigment zurückgedrängt wird. Solche Beobachtungen wollen natürlich nur an Käfern in normalem physiologischen Zustande gemacht sein.

Einen Meilenstein in der Erforschung der Käferflügeldecken stellen gewissermaßen die fundamentalen Untersuchungen von LEYDIG (1855–60), dem berühmten Nestor der Histologie, dar, der sich hierzu folgendermaßen zusammenfassend äußert:

„In den Flügeldecken der Käfer bilden die Chitinschichten eine obere und untere Lamelle, die an den Rändern ineinander übergehen, sonst aber einen Hohlraum übrig lassen, welcher von Stelle zu Stelle durch säulenartige Commissuren unterbrochen wird, deren Axe dunkel gefärbt ist.“

In diesem Flügeldeckenhohlraume konnte er bereits Blutzellen, Tracheen, Nerven und den Fettkörper nachweisen. Außerdem fand er hier zahlreiche eingelagerte Drüsen vor, deren Ausführungsgänge die obere Lamelle oft unter Bildung einer ampullenartigen Erweiterung durchsetzen. Die Felderung dieser oberen Platte führte er auf die chitinogenen Zellen zurück.

Diese gewissermaßen ein Cliché ihrer Bildungszellen darstellende Struktureigentümlichkeit der obersten Cuticularlage fand ich besonders deutlich bei *Mysia oblongoguttata* vor. Die Form und Größe dieser Feldchen weisen auf ihren Ursprung von dem besonders bei jüngeren Tieren gut nachzuweisenden Flügeldeckenepithel (Fig. 1, 2, 3, 4) hin. Ihre zumeist hexagonale Gestalt kommt bei der genannten Species nicht allein durch ihre ziseliert erscheinende Um-

grenzung, sondern vielmehr dadurch besonders günstig zum Ausdruck, daß die Ecken dieser kleinen Feldchen gleichsam wie mit einer Nadel in die Flügeldecke eingestochen zu sein scheinen.

Es würde hier zu weit führen, die diesbezüglichen Angaben LEYDIG's auch nur annähernd erschöpfen zu wollen; doch werde ich im Laufe dieser Abhandlung hin und wieder Gelegenheit nehmen, auch auf weitere Befunde dieses Forschers besonders hinzuweisen.

CORNALLA (1865) wandte sich aus forensischem Interesse der Erforschung der verschiedenen Reliefbildungen an den Flügeldecken zu. Seinen Studien verdanken wir die Wiedergabe von 100 von der Ober- wie Unterseite gesehenen Flügeldeckenskulpturen von 49 Coleopterenspecies, welche auf dem Gebiete der angewandten Zoologie für die Ausgiebigkeit seiner Untersuchungen zeugen.

HEMMERLING (1878) gelangte, die Angaben seines Lehrers LEYDIG vollkommen bestätigend, zu folgender Zusammenfassung:

„Anhangsgebilde der Haut in größerem Maßstabe sind die Flügel und Flügeldecken. Dieselben stellen Duplikaturen vor und es zeigt sonach die Flügeldecke im Durchschnitt oben und unten als Begrenzung die Chitinlage, verbunden hin und wieder durch Brücken oder Säulchen; die zellige Matrix kleidet die Räume aus und geht auch wohl wie in der Leibeshöhle in Zellenstreifen eines Fettkörpers über; dazu kommen Tracheen und auch wohl blasse, zarte Nerven ziehen mit den Luftgefäßen da und dort durch den Raum. Die Hohlräume zwischen der Hautfalte sind Bluträume, was man nicht bloß an Querschnitten sehen kann, indem sich dort noch Blutkörperchen angehäuft finden, sondern auch an weichhäutigen, unverletzten Flügeldecken des lebenden Tieres.“

Hieraus können wir nebenher ersehen, wie auch die Schnittmethode allmählich zur Untersuchung der Flügeldecken mit herangezogen wurde.

Weiterhin macht HEMMERLING noch auf die Anhangsgebilde feinerer Art, die Schuppen und Haare, aufmerksam, deren Formen durch mannigfaltige Zwischenstufen ineinander übergehen. Auch erwähnt er hinwiederum die auftretenden Skulpturierungen.

HAGEN (1882) stellte grundlegende Untersuchungen über die Farben der Flügeldecken an, die er in folgenden Gruppen zusammenfassen konnte:

I. Optische Farben, welche durch die Interferenz des Lichtes und zwar

a) durch dünne, übereinander gelagerte Lamellen, und

b) durch viele, sehr feine, ganz nahe nebeneinander verlaufende Linien oder schmale Eindrücke hervorgerufen werden.

II. Natürliche oder chemische Farben und zwar

a) Dermalfarben, wenn der Farbstoff in der Form sehr kleiner Körnchen in den Zellen oder Zellprodukten, wie der Cuticula, abgelagert ist, und

b) Hypodermalfarben, wenn der Farbstoff eine homogene, fettige Masse darstellt.

Bezüglich der Herkunft der im tierischen Organismus angebotenen Farben kommt er auf Grund gewisser durch die Farbstoffchemie gewonnenen Ergebnisse zu der Annahme, daß diese wahrscheinlich zumeist aus den Proteinkörpern hervorgehen.

Dieser Ansicht kann auch im morphologischen Sinne eine gewisse Berechtigung nicht abgesprochen werden, worauf das Verhalten der chromatischen Substanz zu dem Auftreten der Fette und Lipochrome direkt hinzudeuten scheint. So bilden sich die Fettzellen, wie wir später sehen werden, aus den Epithelien, also aus Zellen, welche sich durch ihren Chromatinreichtum auszeichnen. Fernerhin zeigt die Zahl der Kerne bei dem sich bildenden Fettgewebe eine stetig zunehmende Verminderung. Außerdem treten die ersten Fetttöpfchen mit den in ihnen enthaltenen Lipochromen fast durchweg an der Peripherie des Kernes auf, der sogar diese Fettkugeln teilweise zu umgreifen scheint (Fig. 2, 3, 4, 5). Ich bin deshalb geneigt, in unserem Falle die Lipochrome als ein metabolisches Umwandlungsprodukt der Zelle und speziell des Zellkernes anzusehen.

BEAUREGARD (1885—90) gibt uns wichtige Aufschlüsse über die Architektur des Flügeldeckenskelets, an welchem er zwei Schichten, eine Cuticula und eine tiefe Lage, unterscheiden kann. Die Cuticula der oberen Lamelle ist pigmentiert, die der unteren trägt haarförmige Erhebungen, während die tiefen Lagen beider Lamellen sich durch ihre Farblosigkeit, Dicke und die in ihnen nachzuweisenden Streifungen auszeichnen. Die Säulen gehen von großen, ein wenig ausgehöhlten Punkten der oberen Lamelle aus und ruhen auf der unteren. In ihrer Mitte, sowohl in der oberen als auch in der unteren Lamelle wurde Pigment nachgewiesen, welches von dem lebenden Gewebe stets noch durch die sehr dicke, ungefärbte, chitinige Lage abgesondert wird. BEAUREGARD vertritt daraufhin die Ansicht, daß das hypodermale Gewebe zur Färbung der Flügeldecken überhaupt nicht beitrage, sondern einzig und allein der Cuticula der oberen Lamelle diese Erscheinung zuzusprechen sei.

Spieleu immerhin auch die Cuticularpigmente beim Zustandekommen der Flügeldeckenfarben eine nicht zu unterschätzende Rolle, so würde es dennoch eine Verkennung der Tatsachen bedeuten, wenn wir uns mit diesem Standpunkte kurzerhand abzufinden suchten. Nach meinem Dafürhalten kann man aber erst von Fall zu Fall entscheiden, welche Bestandteile der Flügeldecke zur Färbung eines bestimmten Individuums beitragen, da die Befunde sowohl innerhalb der gleichen Species als auch im Einzelleben stark zu variieren pflegen. Dieses Verhalten kommt besonders dann zur Geltung, wenn das lebende Gewebe an der Färbung mit beteiligt ist, wie wir dies in ausgeprägtem Maße bei verschiedenen Coccinelliden und Chrysomeliden beobachten können, da hier die Pigmentierung zu dem morphologischen und physiologischen Zustande der betreffenden Gewebekomplexe in direkte Abhängigkeit gerät.

Bei solchen Species, die sich in der Regel durch eine starke Entfaltung des Flügeldeckenfettkörpers nebst einer helleren Cuticularfärbung zu charakterisieren pflegen, gewinnen im Laufe des individuellen Lebens die Lipochrome des Fettkörpers eine solch starke Ausbildung, daß diese die Gesamtpigmentierung wesentlich beeinflussen können. Während hier die Cuticularfarben nur einen gewissen Grad von Intensität zu erreichen scheinen, gelangt diese bei den durch die zunehmenden Fettmassen immer stärker hervortretenden Lipochromen zu einem höheren Grade ihrer Ausbildung, welcher sich durch den Wechsel der Färbung, meistens von Gelb über Orange zu Rot, dokumentiert. Das durch die Fettkörperschicht bedingte stärkere Hervortreten der Lipochrome beruht wesentlich auf dem quantitativen Verhalten des vorhandenen Reservematerials, welches hinwiederum von der Menge und dem Grade der Entwicklung des Fettkörpers abhängig zu sein pflegt. Auf diese Weise stehen Zu- und Abnahme der Färbung mit der Speicherung und Abfuhr des Flügelfettgewebes in gleichem Verhältnisse. Hieraus erklärt sich dann das starke Abblassen zur Zeit der Ruheperiode, in der die Nahrungsaufnahme stockt, und ihre intensivere Färbung auf dem Höhepunkte des individuellen Lebens. Diese mit dem Zu- und Abnehmen der Fettkörperschicht parallel verlaufenden Farbenercheinungen lassen sich physikalisch folgendermaßen erklären. Ein gefärbtes, keilförmiges Glasprisma zeigt bei zunehmender Schichtdicke eine steigende Intensität der Farbe, ein Verhalten, welches in der Medizin zur Hämoglobin- (rotes Prisma) und zur Harnsäurebestimmung (blaues Prisma) seit langem praktisch verwertet wird.

Aus alledem können wir bereits entnehmen, daß bei der Färbung der Elytren der auf der Menge der Lipochrome beruhende Wechsel sich ungleich komplizierter als das zumeist konstante Verhalten bei isoliert auftretenden Cuticularpigmenten zu gestalten pflegt. Dieses ist aber erst recht der Fall, wenn wir es, wie bei den meisten der hier in Frage kommenden Käfern, mit Kombinationen der vorher erwähnten Farbstoffgruppen zu tun haben. Die hierauf beruhenden mannigfaltigen Bilder in der Zeichnung der Flügeldecken kommen besonders dadurch zustande, daß einzelne Partien der Elytren, die sogenannten Makeln, eine dunkle Cuticularfarbe aufweisen, so daß an solchen Stellen dem Lipochrom des lebenden Gewebes der Durchtritt versagt erscheint. Mit der Ausbreitung dieser Makeln tritt selbstverständlich die Maskierung des Lipochroms immer^o offenkundiger zutage, wie wir dies bei einzelnen Species, die zu schwarz gefärbten Variationen neigen (*Coccinella bipunctata*, *Gonioctena viminalis*), bis in alle Einzelheiten verfolgen können. In gleicher Weise wie die Cuticularpigmente kann auch das Lipochrom in seiner Ausbildung, abgesehen von rein individuellen Veränderungen, bei den einzelnen Species bedeutenden Schwankungen unterliegen. Bald tritt es erst auf dem Höhepunkte des individuellen Lebens (*Melasoma vigintipunctatum*), bald aber vor jeder Cuticularfarbe, wenn der junge Käfer sich noch in der Erde aufhält, in Erscheinung (*Gonioctena viminalis*); ja in einzelnen Fällen ist es kaum merklich ausgebildet (*Mysia oblongoguttata*), so daß bei dieser Species die unpigmentierten Makeln rein weiß hervortreten.

Fernerhin können neben den Cuticularfarbstoffen und Lipochromen auch körnige Pigmente auftreten, welche teils im Cytoplasma der Gewebe (*Novius cruentatus*), teils nur in seinen obersten, von gelben Cuticularmakeln begrenzten Schichten (*Coccinella bipunctata* f. *quadrimaculata*) zur Ablagerung gelangen können. In letzterem Falle scheint das Licht nicht ohne Einfluß auf das Zustandekommen dieser Pigmente zu sein, da sie unter den schwarz gefärbten Partien der Elytren nicht nachgewiesen werden konnten. Einen ähnlichen Befund bringt BERLESE (1909) von *Cnetocampa pityocampa* zur Darstellung.

Diese Angaben mögen genügen, um den Wechsel der Flügeldeckenfärbung sowohl bei einzelnen Species als auch im Verlaufe von verschiedenen physiologischen Zuständen darzulegen. Bald spielt die Cuticularfarbe die Hauptrolle, bald tritt das Lipochrom des Blut- und Fettgewebes in den Vordergrund, bald pflegen körnige

Pigmente zu prävalieren, und zuletzt kann die Färbung auch durch die Interferenz und Absorption des Lichtes bedingt sein. Dieses durchaus wechselnde Verhalten findet in dem Hervortreten der Hautfarbe des Menschen ihr Analogon. Auch hier kann gelegentlich das Pigment der Cutis eine stärkere Ausbildung erfahren. Tritt dies aber mehr oder weniger zurück, so gelangen die Farben des Blut- und Fettgewebes deutlicher zur Wahrnehmung. Den auf diesen verschiedenen Farbkomponenten beruhenden Gesamteindruck pflegen wir bekanntlich als Inkarnat zu bezeichnen. Ebenfalls treten hier innerhalb des individuellen Lebens bei verschiedenen physiologischen Zuständen bedeutende Variationen hervor, wobei ich nur an die starke Pigmentierung der Linea alba, der Mammillen usw. bei Graviden zu erinnern brauche.

In Anbetracht solcher auf konstitutionelle Ursachen hinweisenden Schwankungen, denen die Farbenerscheinungen bei den Coleopteren durchweg unterliegen, halte ich es für ganz verfehlt, sich aus diesen äußerst mannigfaltigen Bildern Hypothesen für die Entstehung der Arten auf darwinistischer Grundlage bilden zu wollen. Gleichermaßen absurd wirkt es, wenn ein Vertreter der exakten Wissenschaften hinter der Ähnlichkeit einer Weißdornknospe mit Exemplaren von *Adalia bipunctata* ein Schutzmittel wittert (MEISSNER, 1907), als wenn ein Anhänger der dualistischen Weltanschauung die Färbung der Insecten als „Emanation“ eines „über der Weltordnung bestehenden Willens“ anspricht (BRUNNER v. WATTENWYL, 1897). Solche Angaben muß man beide in gleicher Weise perhorreszieren. Ich kann der Meinung v. LINDEN's (1903) nur beistimmen, wenn sie sich hierzu folgendermaßen ausspricht:

„Das Farbenkleid der Tiere ist herangewachsen, wie jede andere morphologische Eigenschaft, wie jedes Organ unter dem Zwang von Lebensvorgängen, die durch die Einwirkung äußerer Verhältnisse ausgelöst werden.“

Eine der prägnantesten Arbeiten über die Histologie der Flügeldecken wurde uns, was sowohl Methode, Erschöpfung des Themas als auch zuletzt nicht zumindest ihre Resultate angeht, unstreitig von HOFFBAUER (1892) überliefert. Dieser Forscher bediente sich durchweg der modernen Schnittmethode und dehnte seine Untersuchungen auf zahlreiche Vertreter vieler Käferfamilien aus. Seinen aus diesen Studien gewonnenen Resultaten, die in der Erforschung des histologischen Aufbaues der Elytren, insbesondere der auftretenden Drüsen, von äußerst feinen Beobachtungen offen Zeugnis

ablegen, können wir heute noch in Anbetracht der schwierigen Bearbeitung des Materials volle Bewunderung zollen.

Nach seinen Angaben ist die Oberfläche der Flügeldecken stets pigmentiert, und sie kann, wie auch die Unterseite, mit Skulpturierungen, Streifungen, Haar- und Stachelbildungen mannigfachster Art und Größe versehen sein. Obere wie auch untere Lamelle sind beim erwachsenen Käfer stets mehrschichtig; so konnte er z. B. bei *Lina* oben 10—11 und unten 5 Schichten unterscheiden. Die laterale Verdickung der Elytren bezeichnet er als Randsaum, die mediale aber als Naht. Über ihre innere Ausstattung bemerkt er sodann folgendes:

„Der innere Raum der [Deck-]Flügel, welcher infolge der Lagerung der beiden Lamellen einen einzigen, in sich zusammenhängenden Hohlraum darstellt, wird von einer Matrixschicht ausgekleidet und enthält neben verschieden verlaufenden Tracheenstämmen, Nervensträngen, Blutflüssigkeit, Fettkörpergewebe und Konkretionen, als eine sehr eigentümliche Bildung oft eine große Fülle von Drüsen, welche die verschiedenartigste Ausgestaltung und Lagerung erfahren.“

In den Chitinröhren der häutigen Hinterflügel konnte dieser Autor gleichfalls Matrixgewebe, Tracheen, Fettkörpergewebe und Blut nachweisen.

Bezüglich der Drüsen kann man deutlich feststellen, daß diese in der Regel bei den Chrysomeliden ungleich stärker als bei den Coccinelliden ausgebildet zu sein pflegen. Bei ersterer Familie lagern sich die einzelnen, vielzähligen Drüsenschläuche radiär um ihren chitinösen Ausführungskanal, während sie bei letzterer Gruppe mehrzellige Organe darstellen, denen stets ein Ausführungsgang zu entsprechen scheint. Wie HOFFBAUER jedoch richtig bemerkt, kann ihre Ausbildung sogar innerhalb der einzelnen Familien stark variieren, ja bisweilen vollständig fehlen. So konnte auch ich bisher in den Flügeldecken von *Cicindela campestris* und *Goniocetena viminalis* keine typischen Drüsengebilde ausfindig machen, während sie doch bei anderen Vertretern letzterer Familie, z. B. bei *Melasoma vigintipunctatum* (Phot. Fig. 27) u. a., gerade durch ihre mächtige Ausbildung imponieren. Bei *Coccinella septempunctata* (Fig. 8) traf ich interessanterweise dieselben Ausführungsgänge an, wie sie HOFFBAUER bei *Mysia oblongoguttata* abbildet und als champagnerkorkförmig bezeichnet. Auf weitere Angaben dieses Forschers werde ich gelegentlich zurückkommen.

VERHOEFF (1897) teilt die Flügeldecken in bezug auf den Säulen- und Tracheenverlauf in Interkolumnalräume, Interkolumnalstreifen und Intertrachealräume ein und unterscheidet an den sogenannten primär gebauten folgende sechs Tracheenstämme:

1. die Rand- oder Marginaltrachee,
2. die Außentrachee,
3. die Mitteltrachee,
4. die Innentrachee,
5. die Zwischentrachee und
6. die Sutraltrachee.

KRÜGER (1898) beschäftigte sich eingehend mit der Ontogenese der Käferflügeldecken, und seinen umfangreichen Untersuchungen verdanken wir die genaue Kenntnis dieser aus den Keimscheiben sich immer weiter differenzierenden Organe. Nebenher kann er auch die Entstehung der Säulen, der Drüsen usw. eingehend berücksichtigen. Die durch TOWER (1902—1903) verbreitete Angabe, daß KRÜGER keine Tracheen in den Elytren nachgewiesen hat, ist irrtümlich.

BIEDERMANN (1903) untersuchte die Cuticularstruktur der Flügeldecken bei verschiedenen Käfern. Er konnte an dieser folgende Hauptlagen unterscheiden:

- I. die Emailsicht, die sich
 - a) aus einer dünnen Cuticula,
 - b) aus der Stäbchenschicht und
 - c) aus der Pigmentschicht zusammensetzt, und
- II. die Balkenlage.

Zwischen diesen beiden Hauptlagen glaubt er noch eine Übergangsschicht, die sogenannte Faserschicht, angeben zu können. Seine Emailsicht stellt in ihrer polygonalen Felderung gleichsam einen Abdruck ihres Bildungsepithels dar, als dessen erstes Produkt sie angesprochen wird. Vor allem charakterisiert sie sich aber gegenüber den jüngeren Lamellen nicht nur als Trägerin der Pigmente und der mannigfaltigen Skulpturen, sondern hauptsächlich auch durch ihre chemische Zusammensetzung.

TOWER (1903) unterscheidet ebenfalls am Flügeldeckenskelet zwei Hauptlagen, und zwar:

- I. die primäre oder pigmentierte Cuticula, und
- II. die sekundäre Cuticula.

Die primäre Cuticula, welche zuerst gebildet wird, zeichnet sich als Trägerin der Cuticularfarben zumeist vor der zweiten Lage aus.

Aus ihr ist nicht nur die äußere Körperoberfläche zusammengesetzt, sondern auch alle Haare, Schuppen und andere Oberflächenstrukturen werden von ihr aufgebaut.

Sein Hauptaugenmerk richtet jedoch der in Rede stehende Autor bei diesen seinen Studien auf die Färbungserscheinungen der Elytren, auf Grund deren er schließlich zu der nachfolgenden Gruppierung seiner chemischen Farben gelangt:

I. Cuticularfarben, die permanent sind und in der primären Cuticula ihren Sitz haben,

II. Hypodermalfarben, hauptsächlich larvale Pigmente, und zwar

a) permanente, körnige Pigmente der Hypodermiszellen (Lipochrome),

b) diffuse, nicht permanente Farben in oder zwischen den Hypodermiszellen (derived pigments),

III. Subhypodermalfarben, die nicht permanent, ja sogar in Wasser löslich sein sollen und in der Leibeshöhle, im Fettkörper und in der Blutflüssigkeit auftreten (derived pigments).

Die größte Verbreitung unter den Insecten spricht TOWER seinen Cuticularfarben zu, einer Meinung, der man beipflichten kann. Wenn er dagegen angibt, daß die Farbstoffe der Leibeshöhle, des Fettkörpers und der Blutflüssigkeit in Wasser löslich sein sollen und daß seine Lipochrome permanente, körnige Pigmente darstellen, so muß ich nach meinen Untersuchungen gegenüber diesen Angaben betonen, daß die Lipochrome, die zumeist im Fettkörper und in der Blutflüssigkeit ihren Sitz haben, in Fetten gelöste Farbstoffe darstellen, aus denen sie auch gelegentlich intra vitam in Körnchen- und Krystallform ausfallen können, daß sie sich aber im besonderen durch ihre Labilität, ihre Veränderlichkeit nach dem Tode und ihre Löslichkeit in organischen Solventien, wie Ather. Alkohol. Chloroform und Benzol, zu charakterisieren pflegen.

Überdies lassen sich, was das TOWER'sche Schema angeht, in diesem schwerlich alle bei den Käfern vorkommenden Pigmente unterbringen. Es kommen nämlich nicht nur, wie dieser Autor meint, permanente, körnige Farbstoffe in den Hypodermiszellen vor, sondern es können gelegentlich solche in sämtlichen Geweben eingelagert sein, wie ich dies speziell bei *Novius cruentatus* habe angeben können. Schließlich trifft es sich hin und wieder, daß solche permanente, körnige Pigmente nach dem Zurücktreten der Epidermiszellen in der obersten Schicht des Deckflügelfettkörpers unter den heller pigmentierten

Stellen der Cuticula zur Ablagerung gelangen (*Coccinella bipunctata* f. *quadrinaculata*).

Ich hatte deshalb bereits in meiner vorhergehenden Arbeit folgendes Schema der chemischen Farben in Anwendung gebracht:

I. Cuticularfarbstoffe,

II. Hypodermalfarbstoffe,

a) permanente oder Cytoplasma-,

b) unbeständige oder Fettfarbstoffe.

Unter Cuticularfarbstoffen verstehe ich die diffusen, permanenten Pigmente der oberen Cuticularlage (Gelb, Orange, Braun, Schwarz). Im Gegensatze zu diesen bezeichne ich alle diejenigen Farbstoffe als hypodermale, welche im Körperinnern, also unter der Cuticula, angetroffen werden. gleichviel, ob solche in den Epidermzellen selbst, im Fettkörper, in der Blutflüssigkeit oder in anderen Geweben lagern. Diese also dem lebenden Gewebe allein zukommende Gruppe läßt sich dann hinwiederum leicht vermittelt der fettentziehenden Agentien in zwei Unterabteilungen, nämlich die permanenten und die unbeständigen Farbstoffe, sondern.

GANGLBAUER (1909) bestätigt die Angabe VERHOEFF's über die normale Sechszahl der Tracheenstämmen, welche frei zwischen den Chitinsäulen verlaufen. Sind letztere in Längsreihen angeordnet, so lassen sich in der Regel 10 Säulenreihen, denen auf der Oberfläche eben so viele Punktreihen oder Punktstreifen entsprechen, beobachten. Durch diese Säulenreihen wird der innere Hohlraum der Flügeldecken in 11 Längsräume, von denen 6 (1., 3., 5., 7., 9., 11.) von den Tracheenstämmen durchzogen werden (Trachealräume), eingeteilt, denen hinwiederum auf der Oberfläche 11 Längsfelder, die Streifenzwischenräume, Intervalle oder Interstitien, entsprechen. Die mit 10 Säulenreihen versehenen oder zehnstämmigen Flügeldecken bezeichnet GANGLBAUER dann als die primär skulpturierten.

Unter den von mir untersuchten Coleopteren nähert sich *Goni-octena viminalis* diesem primären Typus im Aufbau der Flügeldecken, da man auch hier 10 Punktreihen zählt, denen sich allerdings noch ein Rest einer solchen am Randsaume beigesellt. Von den 11 Längsräumen wird der 1., 3., 5., 9. und 11. von Tracheenstämmen durchzogen; es fehlt also die Inmentrachee. Im distalen Teile, wo die Elytren allmählich nach der Spitze zu konvergieren, pflegen die Tracheenstämmen in benachbarte Längsräume überzutreten. Gleichfalls suchen sich hier die Punktreihen zumeist in charakterischer Weise miteinander zu vereinigen, um sich so auch

ihrerseits dem immer spärlicher werdenden Raume anpassen zu können.

KAPZOV (1911) unterschied am Flügeldeckenskelet folgende Lagen:

- I. Die Außenlage (pigmentiert), welche zumeist von der Grenzhaut bedeckt wird, an die sich ein Alveolarsaum anschließt,
- II. Die Haupt- oder Balkenlage.

Die Außenlage umfaßt $\frac{1}{4}$ der gesamten Panzerdicke und fällt mit der Emailsicht, seine Hauptlage aber mit der Balkenlage BIEDERMANN'S zusammen.

Hiermit mögen die Literaturangaben ihren Abschluß finden. Wenn ich hierbei auch nur auf die wesentlichsten Ergebnisse der Autoren Bezug nehmen konnte, so wird man doch wohl allein hieraus schon zusammenfassend etwa folgendes entnehmen können:

Die Flügeldecken der Coleopteren stellen bewegliche, gewölbte, mehr oder minder stark gefärbte Deckplatten dar, die ontogenetisch als Hautduplikaturen, in welchen sich ein Teil der Leibeshöhle ausbreitet, angesprochen werden. Diese zwischen den beiden zueinander inversen Platten der Duplikatur sich erhaltende Aussparung, die ihrerseits wenigstens zur Zeit ihrer Ausgestaltung von dem Epiderm nebst einer hiervon ausgehenden Cuticula rings umfaßt wird, erscheint analog der allgemeinen Leibeshöhle von verschiedenen Gewebsformationen ausgefüllt. Vor allem ist hier dem Fettkörper Raum zur weiteren Entfaltung geboten, zwischen dessen Lappen in der Regel Drüsen in mannigfaltiger Ausbildung eingekeilt sind, deren Ausführgänge auf der oberen Lamelle münden. Ebenfalls wurden Tracheenstämme und Nerven in wechselnder Zahl in den Elytren gesehen und beschrieben. Außerdem unterhält die Blutflüssigkeit mit ihren geformten Elementen in den vom Gewebe freien, durchgängigen Hohlräumen eine rege Circulation.

Das die Flügeldecken rings umgreifende, chitinöse Cuticularskelet setzt sich aus einer mächtigeren, scharf ausgeprägten dorsalen Platte und einer ventralen, dünneren Lamelle zusammen, welche beide lateral im Randsaum und medial in der Naht ineinander übergreifen. Randsaum wie Naht stellen stärkere Ausbuchtungen des Flügeldeckenhohlraumes dar, deren Chitinskelet dem festeren Schluß der Elytren an der Naht (Schloß) und der Verankerung mit dem Abdomen vermittels des Randsaumes dienlich erscheint. Obere und untere Lamelle werden anscheinend zur stärkeren Festigung durch säulenartige Commissuren, die sogenannten Querbrücken oder Säulen,

verbunden, welche oft in sagittalen Längsstreifen, den Punktreihen, zumeist aber in zerstreuter Anordnung vorgefunden wurden. Das Cuticularskelet zeigt sich überdies aus einzelnen, mehr oder minder starken, chemisch differenten Hauptlagen zusammengesetzt, deren äußerste, die Emailsicht (BIEDERMANN) oder Außenlage (KAPZOV), Trägerin der Chitinfarbe ist, während die innere, stärker ausgebildete, ungefärbte Lage in bezug auf ihre Struktur als Balkenlage (BIEDERMANN) oder in Hinsicht auf ihre mächtige Ausbildung als Hauptlage (KAPZOV) angesprochen wurde. Die Färbung der Flügeldecken wird einesteils durch diffuse Cuticularpigmente, des weiteren durch Lipochrome des Blutes wie des Fettkörpers, dann durch körnige Farbstoffe des Cytoplasmas, andererseits aber auch durch Interferenzerscheinungen (physikalische Farben) hervorgerufen. Im großen ganzen handelt es sich also bei den Elytren der Coleopteren um ähnliche Verhältnisse, wie sie durch MAYER (1896) für den Lepidopterenflügel angegeben wurden. Auch hier stellt nämlich der Flügel ontogenetisch eine Hautfalte dar, die eine dünne Lage mesodermalen Gewebes einschließt. Auf weitere analoge Beziehungen werde ich im Folgenden gelegentlich zurückkommen.

Ziehen wir nunmehr das Fazit aus diesen bis hierhin vorliegenden Forschungsergebnissen, so gewinnt man fast den Eindruck, als wenn der anatomische Aufbau der Käferflügeldecken in großen Umrissen wissenschaftlich festgelegt sei. Und in der Tat haben die folgenden Untersuchungen fast kein positives Material mehr geliefert, das in jenen nicht bereits in nuce enthalten gewesen wäre.

Um so überraschender mußte es demnach wirken, als im Jahre 1913 SCHULZE plötzlich mit Ergebnissen an die Öffentlichkeit trat, die allen bis dahin auf diesem Gebiete tätigen Autoren vollkommen fremd waren und die keiner von ihnen allen je gesehen hatte.

Dieser Standpunkt ließe sich ja eventuell rechtfertigen, wenn es sich hierbei um bis ins Kleinste gehende, höchst minutiös erarbeitete Resultate handelte, denen die bis dahin gehandhabten optischen Hilfsmittel noch nicht so recht beizukommen vermocht hätten. Allein weder die Methode noch die Schärfe der Beobachtung noch auch die Irrelevanz der Untersuchungen geben eine genügende Erklärung für diese vollkommen isoliert dastehenden SCHULZE'schen Forschungsergebnisse: handelte es sich doch um die Entdeckung eines vollkommen neuen Gewebes, das bis dahin die Be-

obachtung sämtlicher Autoren, ja die Augen eines LEYDIG, des Altmeisters der Histologie, irregeführt haben sollte.

Diese an die Grundtatsachen vom geweblichen Aufbau des tierischen Körpers aus den herkömmlichen und immer wieder bestätigten Gewebsformationen ansetzende Neuerung bedingt deshalb allein ihrer Wichtigkeit halber eine nicht zu unterschätzende Beachtung, deren Klarlegung mir aus dem Grunde besonders nahegelegt wird, weil sie sich in offenen Widerspruch zu meinen eigenen, früher publizierten Ergebnissen zu setzen scheint. Ich werde deshalb an der Hand der SCHULZE'schen Veröffentlichungen seine Angaben einer eingehenden Prüfung unterziehen, um vielleicht auf diese Weise einen kleinen Beitrag zur Lösung dieser verwickelten Fragen liefern zu können. Inwieweit mir dies jedoch gelingen wird, darüber möge sich der Leser schließlich nach eingehendster Vergewisserung selbst ein Urteil gestatten.

IV. Kritischer Teil.

1. Kritische Untersuchungen zu SCHULZE's „Studien über tierische Körper der Carotingruppe. I. Insecta.“

a) Einleitung.

Diese Arbeit stellt gewissermaßen eine bis in alle Einzelheiten verfolgte, auf weite Gebiete sich erstreckende Ausführung der SCHULZE'schen Behauptung dar, daß „der ganze Hohlraum zwischen den Deckenlamellen“ bei den Elytren der Chrysomeliden „durch ein kontinuierliches ‚Carotingewebe‘ ausgefüllt“ wird, das „sich deutlich“ vom Fettgewebe „unterscheidet“, ja ein ganz neues, bis dahin nicht bekanntes Gewebe darstellen soll, dessen Entdeckung SCHULZE in einer daran anschließenden Veröffentlichung ausdrücklich für sich in Anspruch nimmt.

Die Genese dieses „eigentümlichen Gebildes“ stellt sich folgendermaßen dar. Nach dem Schlüpfen des Käfers lösen sich Zellenelemente des abdominalen Fettkörpers, die von ihm als „Carotinzellen“ oder auch „Carotinocyten“ angesprochen werden, aus ihrem Verbande los, verharren noch eine Zeitlang in dessen Nähe, „bis sie durch den Blutstrom in die Flügeldecken getrieben werden“, wo sie dann unter gegenseitiger Vereinigung und starker Vermehrung das „Carotingewebe“ formieren.

Dieses eigenartige und gewiß höchst interessante Gewebe soll die gelbe bis ziegelrote, ja bisweilen sogar schwarze Färbung der Flügeldecken bei den Chrysomeliden hervorrufen, an deren Zustandekommen nicht einmal ein in der Cuticula eingelagertes Pigment beteiligt sein darf.

Den Anstoß zu der Bezeichnung „Carotینگewebe“ ergaben gewisse von ZOPF (1892) bei einigen Coleopteren zum Nachweise von Lipochromen angewandte Farbenreaktionen, auf Grund deren dieser Autor zu folgender Zusammenfassung gelangen konnte:

„Die Chrysomeliden *Lina populi*, *L. tremulae* und *Clythra quadripunctata* sowie gewisse rothe *Coccinella*-Arten, speziell *C. septempunctata* und *C. quinque-punctata* führen carotinartige Farbstoffe (Lipochrome im Sinne KRUENBERG's).“

Auf Grund dieser Angaben und aus dem Verhalten der lebenden Flügeldecken gegenüber konzentrierten Säuren glaubt nun aber SCHULZE nicht etwa, wie man vielleicht annehmen könnte, den Elytren verschiedener Coleopteren Lipochrome zusprechen zu können, sondern er geht insofern viel weiter, als er in ihnen bereits einen bestimmten Vertreter dieser großen Gruppe von Farbstoffen, nämlich das Carotin, den chemisch durch WILLSTÄTTER u. A. genau festgelegten Farbstoff der Mohrrübe, unter Umgehung jeder spektroskopischen Untersuchung und chemischen Analyse vermeintlich feststellen kann.

In einer vorhergehenden Abhandlung hatte ich, wie zu Anfang bemerkt, namentlich was die Familie der Coccinelliden angeht, gegen die SCHULZE'sche Auffassung Stellung genommen und mich dahin ausgesprochen, daß seine Angaben bei dieser Gruppe durchaus nicht zutreffen. Hierzu konnte ich um so eher Veranlassung nehmen, als der genannte Autor unter Hinweis auf meine Untersuchungen betont hatte, daß er bei den Coccinelliden ebenfalls seine Resultate bestätigt fand, wobei er sich mit meinem Einverständnisse der Wiedergabe eines meiner Schnitte (Phot. 12) bediente.

Ich stellte damals bereits fest, daß die von SCHULZE im abdominalen Fettkörper der Coccinelliden als „Carotinzellen“ angesehenen Elemente mit den Önocyten der Autoren identisch sind, daß sein „Carotینگewebe“ mit dem abdominalen Fettkörper vollkommen übereinstimmt und daß schließlich seine in die Elytren einwandernden „Carotinzellen“ Hämocyten bedeuten, die bei der Bildung des Flügelfettkörpers Verwendung finden.

Trafen also nach eingehender Prüfung die SCHULZE'schen Dar-

legungen bei den Coccinelliden in keiner Weise zu, so blieb damals doch eine grundlegende Revision, besonders was die Chrysomeliden angeht, allein der Folgezeit vorbehalten, trotzdem ich bereits den unveränderlichen Eindruck gewonnen hatte, daß es sich auch bei dieser Familie um ganz ähnliche, wenn nicht sogar um die gleichen Verhältnisse handeln müsse.

Im SCHULZE'schen Interesse ließ ich jedoch diese Streitfrage noch auf sich beruhen, weshalb ich mich damals zur Gegenüberstellung folgender Thesen, die gleichzeitig als ein gewisser vorläufiger Abschluß meiner Arbeit angesehen werden konnten, teilweise gedrängt sah:

Coccinelliden.

(Eigene Resultate.)

1. Das Flügeldeckengewebe ist ein Fettgewebe.

2. Während der Winterruhe findet ein Abtransport der einzelnen Gewebelemente statt.

3. Der gesamte Fettkörper bildet Önocyten.

4. Das Flügeldeckengewebe entsteht wie der Fettkörper aus Hämocyten.

5. Es findet keine fettige Degeneration des Flügeldeckengewebes statt.

6. Sein Farbstoff wird von den Fett- und Blutzellen ausgeschieden.

7. Es finden sich keine Carotinoidkrystalle.

Chrysomeliden.

(SCHULZE'sche Resultate.)

1. Das Flügeldeckengewebe ist ein „Carotingewebe“.

2. Es findet kein Abtransport während der Winterruhe statt.

3. Der abdominale Fettkörper bildet „Carotinzellen“.

4. Das Flügeldeckengewebe entsteht aus „Carotinzellen“.

5. Es findet während der Geschlechtsperiode eine fettige Degeneration des Flügeldeckengewebes statt.

6. Sein Farbstoff wird von den „Carotinzellen“ ausgeschieden.

7. Es finden sich Carotinoidkrystalle.

Da es schon a priori sehr fraglich erscheint, daß solche zumeist einander direkt widersprechenden Angaben bei zwei Käferfamilien tatsächlich statthaben, so wird es um so weniger Verwunderung auslösen, wenn ich im Folgenden den Nachweis zu erbringen hoffe, daß sich diese konträren Ansichten zugunsten der einen oder anderen Gruppe a posteriori leicht lösen lassen.

b) „Carotingewebe“ oder Fettkörper?

Das von SCHULZE in den Flügeldecken der Chrysomeliden vor-
gefundene „Carotingewebe“ hätte mit vollem Rechte als ein neues,
bisher nicht bekanntes Gewebe angesprochen werden können, wenn
es sich tatsächlich in den von ihm hervorgehobenen, äußerst
wichtigen Gesichtspunkten von den übrigen Gewebsformationen, vor
allem aber vom Fettkörper, der wohl allein zu einem diesbezüg-
lichen Vergleiche hätte Veranlassung geben können, unterschieden
hätte. Prüfen wir also die Richtlinien, die zur Aufdeckung dieses
neuen Gewebes führen konnten! Diese beruhen auf anatomischen,
physiologischen und vor allem auf entwicklungsgeschichtlichen Grund-
lagen, die ich nunmehr kurz auseinandersetzen möchte:

In anatomischer Beziehung unterscheidet sich das „Carotin-
gewebe“ nach SCHULZE sofort deutlich vom Fettkörper „durch die
viel feineren und gleichmäßigeren Plasmamaschen und durch die
großen, runden mit lockerem Chromatin versehenen Kerne, in denen
man oft einen oder mehrere größere plasmatische Kernkörper (Plasmo-
some) findet.“

In physiologischer Hinsicht ist der Fettkörper der über-
winternden Lebewesen nach den Angaben von PERRIER (1882) und
CHARPY (1907) als Nahrungsreserve aufzufassen, welche während der
Ruheperiode vom Tiere als Nahrung wieder aufgenommen wird.
Das SCHULZE'sche „Carotingewebe“ zeigt jedoch insofern ein ganz
anderes Verhalten, als es während der Sommer- und Winterruhe
vollkommen intakt bleiben, ja vom August bis zum Beginn der
Geschlechtsperiode im darauffolgenden Jahre unverändert fort-
bestehen und dann durch fettige Degeneration zugrunde gehen soll.

Was aber endlich die entwicklungsgeschichtlichen
Motive angeht, welche nach der Meinung SCHULZE's für die Ein-
führung seines „Carotingewebes“ sprechen, so kann man aus ihnen
entnehmen, daß dieses neue Gewebe aus Zellelementen des ab-
dominalen Fettkörpers, den „Carotinzellen“, seinen Ursprung nimmt,
die von dort auswandern, sich in den Flügeldecken etablieren, um
hier unter lebhaftester Teilung sich zu dem genannten Gewebe zu
vereinigen. Hieraus können wir ausdrücklich entnehmen, daß sich
diese SCHULZE'schen Angaben in ausgesprochenen Gegensatz zu
den bisher über die Genese tierischer Gewebe vorliegenden Befunden
stellen.

Diese Daten mögen vorläufig genügen, um zu zeigen, daß die

SCHULZE'sche Auffassung von seinem „Carotingewebe“ als einem Gewebe *sui generis* nicht so ganz von der Hand zu weisen wäre, wenn es sich nachweisen ließe, daß die hierfür angegebenen Gründe sich tatsächlich empirisch dokumentierten.

Bevor wir aber dieser Frage nähertreten, halte ich es doch für angebracht, zunächst die Literatur gründlich daraufhin zu durchforschen, ob sich aus dieser etwa ein Hinweis auf die von SCHULZE angegebenen Beobachtungen irgendwie könnte ausfindig machen lassen. Doch alle unsere Bemühungen müssen in dieser Richtung versagen. Sogar diejenigen Forschungsergebnisse, die sich speziell mit den Flügeldecken der Chrysomeliden befassen, sprechen eher gegen als für SCHULZE.

So studierte TOWER (1903) unter anderem auch den Ausfärbungsprozeß an den Elytren der Chrysomeliden. SCHULZE muß selbst eingestehen, daß er die Existenz seines „Carotingewebes“ nicht erkannt hat, wofür er in billiger Weise TOWER's Methode verantwortlich macht. Außerdem stehen aber noch weitere, füglich übersehene Angaben von Autoren aus, deren Methode doch wohl sicherlich allen SCHULZE'schen Ansprüchen voll genügen dürfte. Hier ist vor allem auf HOFFBAUER (1892) hinzuweisen, der allein über 30 Chrysomeliden-Species auf ihre Deckflügel hin eingehend histologisch durchforscht hat. Wenn schon seine Angaben in ihrer Gesamtheit als durchaus zuverlässig zu werten sind, so müssen wir ohne Zweifel seine bei den Chrysomeliden gewonnenen Resultate doppelt zu schätzen wissen, da er sich bei dieser Familie ausdrücklich noch zu folgender Bemerkung veranlaßt fühlt:

„Die Gattungen und Arten dieser Familie wurden wegen ihres Drüsenreichtums eingehender als alle anderen untersucht: da mir ein ausreichendes und gut konserviertes Material an reifen Puppen und jüngeren Imagines zur Verfügung stand, war es mir auch möglich Präparate zu erhalten, welche einen etwas genaueren histologischen Einblick gestatteten.“

Hieraus erfahren wir nebenher, daß HOFFBAUER gerade diejenigen Stadien der Chrysomeliden aufs eingehendste durchforschen konnte, welche sich eben zur Untersuchung der Bildung des Flügeldeckengewebes am geeignetsten erweisen, nämlich die reifen Puppen und die jüngeren Imagines. Trotz aller dieser besonders günstig liegenden Zufälligkeiten finden wir jedoch nirgends eine Angabe vorgesehen, welche an ein „Carotingewebe“ im SCHULZE'sche Sinne auch nur erinnern könnte, an ein Gebilde, das in so mannigfachen

Unterscheidungsmerkmalen sich charakterisieren soll und in der Fülle und dem Wechsel der schon am lebenden Gewebe zu beobachtenden Kernteilungen die Augen eines Forschers geradezu entzücken müßte.

Im Hinblick auf die Literatur konnte also neuerdings SCHULZE unbehelligt und selbstbewußt „das von mir entdeckte Carotingewebe“ seinem Texte einfügen und hiermit gewissermaßen seinen Beobachtungen höheren Ausdruck verleihen, da ja die feinsten Untersuchungen der Autoren von alledem nichts berichten konnten.

Um nunmehr dem Leser eine gewisse Vorstellung von dem Flügeldeckengewebe bei verschiedenen Chrysomeliden und Coccinelliden und bei *Cicindela campestris* darbieten zu können, muß ich seine Aufmerksamkeit für einen Augenblick auf die beigefügten Abbildungen (Fig. 6, 7; 8, 9; 10, 11; 12, 13; 14, 15) lenken, bei denen das hier besonders in Frage kommende Gewebe in den Flügeldecken und der abdominale Fettkörper desselben Individuums nebeneinander zur Anschauung gebracht werden. Am stärksten imponieren die SCHULZE'schen „Carotinzellen“ (Önocyten!), deren Zellplasma sich mit Eosin bzw. Säurefuchsin lebhaft rot gefärbt hat. Vergleicht man nun das Flügeldeckengewebe („Carotingewebe“ SCHULZE's) mit dem nebenan zur Darstellung gelangten abdominalen Fettkörper, so genügt zumeist schon der erste Blick, um zu der Erkenntnis zu gelangen, daß die sogenannten „Carotinzellen“ mit dem Gewebe in den Elytren sich in keine morphologische Beziehung bringen lassen, daß dagegen der abdominale Fettkörper in allen Bestandteilen mit diesem Gewebe übereinstimmt. Hierdurch erscheint die Identifizierung beider Gewebekomplexe bereits aus diesem einen Gesichtspunkte heraus für jedermann als etwas Selbstverständliches; und wir können uns bei der Betrachtung dieser mikroskopischen Bilder kaum des Staunens erwehren, wie solche klar vorliegenden Verhältnisse irgendwie die Ursache von Verwechslungen darzubieten vermochten; ja, daß SCHULZE in einer wissenschaftlichen Arbeit zu behaupten wagte, daß das Flügeldeckengewebe sich „sofort deutlich“ vom Fettkörper unterscheide.

Nicht minder stark weichen die entwicklungsgeschichtlichen Angaben SCHULZE's von den tatsächlichen Befunden ab. Ich stelle wiederum zwei Abbildungen von Schnitten, die demselben jungen Käfer entstammen, nebeneinander (Fig. 16). Die eine zeigt die Bildung des abdominalen Fettkörpers, die andere die Histogenese

des Flügeldeckengewebes. Beide Bilder sprechen einwandfrei von der gleichen Entwicklung beider Gewebekomplexe, da die so scharf ausgeprägten „Carotinzellen“ bei der Bildung des Flügeldeckengewebes überhaupt nicht in Erscheinung treten. Wir glauben, dies hier um so entschiedener hervorheben zu müssen, als es sich hier gerade um diejenigen Stadien handelt, in denen nach den Angaben SCHULZE's die „Carotinzellen“ durch den Blutstrom in die Elytren getrieben werden, um dort sein „Carotingewebe“ zu bilden. Keine einzige „Carotinzelle“ spricht bei diesen sich ständig wiederholenden Bildern auch nur für die Wahrscheinlichkeit der SCHULZE'schen Auffassung, ja, ich fühle mich zu der Angabe gezwungen, daß ich bisher bei den Chrysomeliden, und zwar unter denjenigen Stadien, die gerade bei der Bildung des „Carotingewebes“ in Frage kommen können, weder auf der Wanderung in die Flügeldecken, noch in diesen selbst jemals eine „Carotinzelle“ habe ausfindig machen können. Immer und immer wieder konnte ich indessen zu der Beobachtung gelangen, daß die Histogenese des abdominalen Fettkörpers mit der des Flügeldeckengewebes genau parallel und zwar unter denselben Erscheinungsformen verläuft, wie ich dies in den beigegeführten Abbildungen (Fig. 6, 7; 8, 9; 10, 11; 12, 13; 14, 15 u. 16) als typisch zum Ausdruck bringen kann. Ziehen wir aus allen diesen Beobachtungen die entsprechenden Folgerungen, so müssen wir notwendig zu der festen Überzeugung gelangen, daß die SCHULZE'schen „Carotinzellen“ mit der Bildung des Flügeldeckengewebes durchaus nicht in irgendeine Beziehung gebracht werden können.

Um schließlich die funktionellen Verschiedenheiten, die nach SCHULZE zwischen seinem „Carotingewebe“ und dem Fettkörper bestehen sollen, klarlegen zu können, mußte ich die betreffenden Coleopteren während der Winterruhe beobachten. Auch dieser Mühe habe ich mich unterzogen, wobei ich biologisch feststellen konnte, daß *Melasoma vigintipunctatum* nicht, wie SCHULZE angibt, unter Laub, sondern in der Erde übersommert und überwintert, ein Verhalten, was in gleicher Weise bei *Gonioctena viminalis* statthat.

Die Untersuchungen ergaben einwandfrei, daß das „Carotingewebe“ nicht, wie SCHULZE will, während der Sommer- und Wintermonate vollkommen erhalten bleibt, sondern daß es vielmehr ebenso wie der abdominale Fettkörper im Verlaufe der Ruheperiode vom Käfer als Nährmaterial aufgebraucht wird und zwar in solch

starkem Maße, daß bereits Ende November das in Rede stehende Flügeldeckengewebe vollständig resorbiert war.

Aus alledem erhellt, daß die Angaben, die SCHULZE für das verschiedene Verhalten von „Carotingewebe“ und Fettkörper geltend zu machen sucht, einer eingehenden Prüfung durchaus nicht standhalten. Immer dringender werden wir vielmehr auf die Identität beider Gewebekomplexe mit Notwendigkeit hingeleitet, auf die ich bereits in meiner letzten Arbeit habe aufmerksam machen können.

Auf Grund aller dieser gegen die SCHULZE'sche Auffassung sprechender Befunde kann ich somit das „Carotingewebe“ auch bei den Chrysomeliden in keiner Weise von dem abdominalen Fettkörper als ein neues Gewebe abtrennen, sondern muß es vielmehr als einen Teil des allgemeinen Fettkörpers ansehen, der sich zwischen den beiden Flügeldeckenlamellen ausbreitet.

Diese meine Ansicht steht nun nicht etwa vereinzelt da, sondern sie schließt sich vielmehr den Ergebnissen von LEYDIG (1857), HEMMERLING (1878), CUÉNOT (1896), VERHOEFF (1897), BERLESE (1909), POYARKOFF (1909) an, Autoren, welche gleichfalls den Fettkörper in den Flügeldecken der Käfer gesehen und in ihren Arbeiten ausdrücklich erwähnt haben. Außerdem sprechen die analogen Verhältnisse bei der Bildung des Lepidopterenflügels für meine Angabe, lassen sich aber mit der Entstehung des SCHULZE'schen „Carotingewebes“ keineswegs in Einklang bringen.

c) Histogenese des Flügeldeckenfettkörpers.

Da es sich bei der Entstehung des Fettkörpers in den Elytren der Chrysomeliden fast um genau die analogen Verhältnisse wie bei den in meiner letzten Arbeit eingehend berücksichtigten Coccineliden handeln wird, so darf ich mich hier wohl zugunsten weiterer Forschungsergebnisse etwas kürzer fassen.

Bringt man die zarten, bläulichweiß gefärbten Flügeldecken einer *Melasoma vigintipunctatum*, die soeben die Puppenhülle verlassen hat, schnell in den Strahlengang eines Mikroskops, so gewahrt man in ihnen eine Anzahl zerstreuter, stärker lichtbrechender Elemente, die anscheinend zum größten Teile von der Blutflüssigkeit dorthin verschleppt wurden (Phot. Fig. 18 u. 19). Auffallend ist, daß sie die dunkleren Partien der Flügeldecke, die späteren Makeln, zu meiden scheinen, da sie zumeist in der Mitte der helleren Stellen sich zu gruppieren pflegen. Um den Charakter dieser Gebilde fest-

stellen zu können, mußten solche Flügeldecken mikrotomiert werden, da sich allein aus dem Bilde der lebenden Decke noch kein weiterer Anhaltspunkt gewinnen läßt.

Die auf solche Weise gewonnenen Schnitte zeigten stets die vorher bereits erwähnten typischen Bilder (Fig. 16). Freie Zellen der Blutflüssigkeit schließen sich unter Ausstrahlung von Fortsätzen aneinander, bilden Gruppen und scheiden in ihrem Innern Fetttröpfchen aus, die sich beim fixierten Gewebe als kreisrunde Vacuolen markieren. Diese Vacuolen wurden fast ständig in topographischer Beziehung zu den Kernen vorgefunden. Parallel mit dem Auftreten und der Zunahme des Fettes verläuft der Ausfärbungsprozeß innerhalb des lebenden Gewebes, der sich allmählich durch das mit dem Fette verbundene Lipochrom immer stärker bemerkbar macht. Anfangs tritt allerdings diese Färbung nach außen hin nur schwach hervor, so daß sich schwerlich bestimmen läßt, ob in dem einen oder anderen Falle dem Lipochrom oder dem Cuticularfarbstoffe, der gleichfalls an Intensität zuzunehmen pflegt, die Hauptrolle an der Gesamtfärbung zuzuerkennen ist. Erst im Laufe der weiteren Entwicklung, wenn mit der Zunahme des sich immer weiter ausbreitenden Gewebes das Fett nebst seinem Farbstoffe eine vermehrte Ablagerungsstätte gefunden hat, tritt naturgemäß die Färbung der Flügeldecken immer intensiver in Erscheinung. Schließlich gewinnt auf dem Höhepunkte des individuellen Lebens bei der vorhergenannten Species die Färbung des Lipochroms die Oberhand, ein Zustand, der sich makroskopisch an dem ziegelroten Tone der Deckflügel zu erkennen gibt.

Das in den Flügeldecken sich bildende Gewebe füllt nach und nach die ihm zur Verfügung stehenden Räume, die nicht von der enormen Ausbildung der Drüsen in Anspruch genommen werden, ziemlich gleichmäßig aus, wobei selbstverständlich der Blutflüssigkeit mit ihren morphotischen Elementen Gänge zur ungestörten Circulation reserviert bleiben. Dieses in Rede stehende Gewebe bewahrt auf allen Entwicklungsstufen denselben morphologischen Charakter wie der abdominale Fettkörper und ist deshalb in keiner Lebensperiode weder anatomisch noch physiologisch von letzterem zu unterscheiden. Hierbei ist besonders darauf hinzuweisen, daß sämtliche Derivate und Einschlüsse des abdominalen Fettkörpers gleichfalls im Fettkörper der Elytren aufgefunden werden können.

Bei meinen weiteren Untersuchungen habe ich nun speziell mein Augenmerk auch mehr diesen den Fettkörper aufbauenden

Hämocyten zuwenden können. Hieraus ergab sich, daß sich diese Zellen direkt vom Epiderm, also aus Epithelien, ableiten lassen, da ich alle Zwischenformen zwischen freien Epidermzellen, sogenannten Mesenchymzellen, und Leucocyten einerseits und Fettzellen andererseits beobachten konnte. Bekanntlich haben ja die geformten Elemente der Blutflüssigkeit, je nachdem sie sich mehr den Epidermzellen oder den Fettzellen ähnlich erwiesen, zu den verschiedensten Benennungen seitens der Autoren geführt. Ich bin geneigt, wenigstens in der Mehrzahl der Fälle in ihnen verschiedene Entwicklungsformen einer Zellkategorie zu erblicken, wobei ich es allerdings nicht für ausgeschlossen, ja sogar für sehr wahrscheinlich halte, daß auch fernerhin aus den bereits zusammenhängenden Gewebekomplexen unter verschiedenen physiologischen Bedingungen freie Zellen ihrer ursprüngliche Form wieder gewinnen können. Ein solches Verhalten wurde bereits von mir in meiner vorigen Arbeit erwähnt; auch bei GEGENBAUR (1903) finden wir ähnliche Angaben für die Wirbeltiere. Aus alledem läßt sich bereits auf die Wichtigkeit, die dem Epiderm beim Aufbau des Insectenkörpers zukommt, schließen.

Die enge Beziehung von Epithelien, Epidermzellen, mit den Elementen des Corpus adiposum kommt in folgenden weiteren Befunden noch deutlicher zum Ausdruck. Es läßt sich nämlich die Beobachtung machen, daß sich in den Flügeldecken die Epidermzellen direkt an Ort und Stelle in Fettzellen bereits frühzeitig umzuwandeln vermögen. Dieses Verhalten fand ich besonders deutlich an der Epithellage der unteren Lamelle ausgeprägt, deren Zellen alsbald nach dem Schlüpfen des Käfers funktionslos werden, da die von ihnen zu bildende untere Cuticularschicht im Vergleich zu der oberen sehr dünn erscheint. Diese Zellen bilden sich nun nicht etwa, wie man vielleicht vermuten könnte, zurück, sondern man kann beobachten, daß sie schon frühzeitig gegenüber denen der oberen Lamelle in horizontaler Richtung eine bedeutende Vergrößerung erfahren (Fig. 1), um sich dann, wie es scheint, unter Einlagerung von Fett in Fettzellen umzuwandeln. Ein ähnlicher Funktionswechsel, vielleicht in etwas ausgesprochenerem Maße, vollzieht sich gleichfalls an den Epithelzellen der häutigen Hinterflügel, die schon sehr bald in die Leibeshöhle zurückgelangen, um dort zur Bildung des Fettkörpers oder auch anderer Gewebe Verwendung zu finden. Hieraus erklärt sich auch die Tatsache, daß der frisch geschlüpfte, ohne jede Nahrung belassene Käfer noch eine Zeitlang am Leben

erhalten werden kann, da ihm noch genügendes Reservematerial sozusagen mit auf den Weg gegeben worden ist. Es zeigt sich, daß in solchen Fällen der Fettkörper zuerst in Angriff genommen wird. Läßt man jedoch die Käfer noch länger hungern, so kann man an Schnitten den Eindruck gewinnen, als ob die stark chrominhaltigen Geschlechtszellen eine Umwandlung erfahren, um in einem solchen Notfalle als Reservematerial dienen zu können. Hier muß also die generelle Entwicklung zugunsten der individuellen zurücktreten. Welchen Epithelzellen jedoch bei der Histogenese des Deckflügelfettkörpers der Vorzug zuzuerkennen ist, ob den der oberen oder unteren Lamelle oder den freien Zellen der Blutflüssigkeit, das entzieht sich vorläufig unserer Beobachtung.

Die enge Verwandtschaft von Epithel-, Blut- und Fettzellen wurde auch bereits anderweitig in der Literatur hervorgehoben. So bemerkt RABL (1889), der die Blut- und Lymphzellen der Wirbeltiere für Epithelzellen hält, hierzu folgendes:

„Die Beobachtungen über die erste Blutbildung beim Hühnchen deuten nun mit großer Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß wir es hier mit freigewordenen Epithelien zu tun haben.“

SCHÄFFER (1889) spricht bei den Musciden Wucherungen der Hypodermis als Blutbildungsherde an, aus denen die Blutkörperchen hervorgehen.

BERGH (1894) kann die bereits von KÖLLIKER und HAECKEL ausgesprochene Ansicht, daß das Epithelgewebe sowohl in ontogenetischer als auch phylogenetischer Hinsicht als die einfachste und ursprünglichste aller Gewebsformen angesehen werden muß, vollauf gutheißen, indem er sich hierzu folgendermaßen äußert:

„Durch Differenzierung solcher Epithelien und durch Auswanderung von Zellen aus denselben entstehen bei den Tieren während der Entwicklung die verschiedensten Gewebe.“

GEGENBAUR (1903) leitet ebenfalls bei den höheren Wirbeltieren Lymphzellen, Leucocyten, Blutkörperchen, Wanderzellen und das Fettgewebe aus den Epithelien ab.

JORDAN (1913) bezeichnet schließlich den Fettkörper als ein mesodermales Gewebe, eine Differenzierung von Teilen der Cölomwand.

Über die Umwandlung der sogenannten Blutzellen in Fettkörperzellen konnte ich bereits in meiner vorigen Arbeit eingehend berichten, wobei ich auch zu einem Hinweis auf die diesbezügliche Literatur Gelegenheit nahm. Da es sich bei den Chrysomeliden um

ähnliche Verhältnisse handelt, so möchte ich den Leser, um Wiederholungen tunlichst zu vermeiden, auf meine dortigen Angaben verweisen. Es erübrigt sich aber noch, hier vielleicht die analogen Befunde bei den Lepidopteren kurz einzuschalten, die auffallend mit den von mir bei den Coleopteren ermittelten Resultaten übereinstimmen.

Auf eine in diesem Zusammenhange höchst merkwürdige Erscheinung konnte bereits HEROLD (1815) bei der Metamorphose der Lepidopteren hinweisen. Er bezeichnet bei der Raupe den Fettkörper als ein Produkt überschüssigen Blutes und hebt sodann folgendes hervor:

„Die wechselseitige Umwandlung des Blutes in Fettmasse und dieser zum Theil wieder in Blut, welche im Laufe der Entwicklung des Schmetterlings stattfindet, bleibt immer, als ein die Metamorphose des Schmetterlings notwendig begleitender chemisch-organischer Prozeß, eine höchst merkwürdige Erscheinung.“

Nach MAYER (1896) ist der junge Lepidopterenflügel mit Blutzellen verschiedenster Form durchsetzt. Einige von diesen sind stark ausgezogen oder auch spindelförmig, während ihre Kerne oval erscheinen. An einem oder zuweilen auch an beiden Enden dieser Zellen bilden sich lange, schwanzförmige Fortsätze. Die Blutzellen eines ganz jungen Tieres fand er meist rund oder nur wenig gebogen und so stark mit Vacuolen angefüllt, daß der Kern auf eine Seite gedrängt erschien.

Diesen auch bei den Coleopteren in ausgesprochener Weise hervortretenden Vacuolisierungsprozeß konnte ich besonders eingehend verfolgen. Auch von SCHÄFFER (1889) wurden bereits die im Flügeldeckengewebe vorkommenden Vacuolen gesehen und als Secretbläschen angesprochen.

Auf ein mit meinen Untersuchungen an den Coleopteren noch übereinstimmenderes Verhalten konnte indes FRIEDMANN (1899) beim Lepidopterenflügel mit folgenden Worten aufmerksam machen:

„Die Blutkörperchen sind noch viel geringer an Zahl geworden; z. Th. enthalten sie noch feine schwarze Fettkörnchen, großenteils aber an deren Stelle bereits Vacuolen, die wie mit einem Locheisen ausgestanzt aussehen, zum Zeichen, daß die hier früher vorhanden gewesen Fettkügelchen abgegeben sind.“

Bezüglich des Zustandekommens der Pigmentierung des Lepidopterenflügels möchte ich im Anschluß hieran kurz bemerken, daß FRIEDMANN (1899) die Ursache der Färbung im Fettkörper, den

bereits SEMPER (1857) hatte nachweisen können, erblickt. Auch VON LINDEN (1899) hält es für sehr wahrscheinlich, „daß der Fettkörper bei der Pigmentierung der Schmetterlingsschuppe eine große Rolle spielt“. Wir ersehen hieraus, daß immer wieder dieselben Erscheinungsformen bei den einzelnen Insectengruppen deutlich hervortreten.

d) Die „Carotinzelle“, ihr Wesen und ihre Bedeutung.

Hatten wir bereits in den vorhergehenden Abschnitten sowohl aus meinen eigenen Untersuchungen als auch aus der einschlägigen Literatur den Eindruck gewinnen können, daß die von SCHULZE als „Carotingewebe“ in den Flügeldecken beschriebene Gewebsform in jeder Beziehung mit dem abdominalen Fettkörper zu identifizieren ist, so haben wir es uns doch bisher versagen müssen, auf den Lebenszyklus seiner „Carotinzellen“ etwas näher einzugehen. Um aber auch solchen Fragen nach Möglichkeit gerecht zu werden, will ich nunmehr den Leser mit dem Charakter und den eigenartigen Lebensäußerungen auch dieser merkwürdigen Zellelemente etwas näher vertraut zu machen suchen.

Diese im abdominalen Fettkörper auftretenden Zellen heben sich so markant von ihrer Umgebung ab (Fig. 7, 9, 11, 13, 15, 16), daß sie schon frühzeitig das Interesse der Forscher auf sich lenken mußten. Es ist deshalb nicht zu verwundern, wenn heute die diesbezügliche Literatur fast nach Bänden zählt. Durchforscht man dieses umfangreiche historische Material und zieht gleichzeitig die beigegeführten Abbildungen in Betracht, so kann kein Zweifel mehr darüber auftreten, daß die SCHULZE'schen „Carotinzellen“ im abdominalen Fettkörper nichts weiter als die völlig verkannten Önocyten der Autoren repräsentieren. Wie zu erwarten, fanden sich deshalb gleich nach dem Bekanntwerden der SCHULZE'schen Veröffentlichung Stimmen von Fachgenossen, welche seinen Angaben nicht folgen konnten und sich zu der Ansicht bekannten, daß seine „Carotinzellen“, wie gesagt, den Önocyten zuzurechnen seien (HOLLANDE, in: Arch. Anat. microsc., Vol. 16, 1914, p. 19). Anscheinend war aber der Autor damals zu sehr von seiner Hypothese befangen, als er diese Zellen, deren Ähnlichkeit mit den Önocyten er uns doch selbst nicht vorenthalten konnte, für seine „Carotinzellen“ mit Beschlag belegte. Auf eine andere Weise läßt sich nun einmal dieser grundlegende Irrtum schwerlich erklären, vorausgesetzt allerdings, daß man

es an weitgehendster Indulgenz, wie dies einer wissenschaftlichen Arbeit zukommt, nicht fehlen lassen will.

Diesen von SCHULZE fälschlich als „Carotinzellen“ interpretierten Önocyten wird nun eine merkwürdige Funktion zugesprochen, welche sich besonders dadurch dokumentiert, daß sie alsbald ihren Ursprungsort, den Fettkörper, verlassen, um sich sodann in den Flügeldecken zur Bildung des ebenfalls von diesem Autor neu in die Literatur eingeführten „Carotینگewebes“ zu etablieren.

Wie ich jedoch im Laufe dieser Abhandlung bereits zu betonen Gelegenheit hatte, kommen aber bei der Histogenese des Flügeldeckengewebes die SCHULZE'schen „Carotinzellen“ durchaus nicht in Frage, sondern die Schnittmethode erbrachte den sicheren Beweis, daß es sich bei den in jungen Flügeldecken erscheinenden Zellelementen um Blutzellen handelt. Unter der letzteren Bezeichnung fasse ich, wie bemerkt, hier diejenigen Bestandteile des Blutes zusammen, die sich in ihrem morphologischen Verhalten teils den Epidermzellen, teils den Fettkörperzellen nähern, an deren Stelle aber auch die Epidermzellen selbst vikariierend einzutreten vermögen. Von welcher durchschlagender Beweiskraft sich aber gerade bei diesen Ermittlungen die Schnittmethode erwies, das darf man wohl allein schon aus dem Umstande entnehmen, daß es mir trotz unermüdlicher Nachprüfungen bisher nicht gelingen wollte, bei den Chrysomeliden in den von SCHULZE gerade hierfür als besonders günstig angegebenen Stadien irgendeine seiner „Carotinzellen“, die im Abdomen doch geradezu auffallen, ausfindig zu machen. Ich möchte hierbei nochmals auf die diesbezüglichen Abbildungen (Fig. 6 und 16) hinweisen.

Wie läßt sich aber hieraus nunmehr die SCHULZE'sche „Carotinzelle“ definieren? In zwei Zellformen tritt sie uns entgegen, die in keinem kausalen Zusammenhange stehen: das eine Mal im Abdomen, das andere Mal in den Flügeldecken. Beide wurden von SCHULZE sozusagen zu einem Proteus umgeschaffen, der bald hier, bald dort als „Carotinzelle“ unter verschiedenen Erscheinungsformen sein Unwesen treibt. Entlarvt man jedoch dieses Trugbild, so wird man alsbald notgedrungen zu der Einsicht gelangen, daß wir es hier mit zwei völlig verschiedenen Zellkategorien zu tun haben und zwar im abdominalen Fettkörper mit den Önocyten, in den Flügeldecken aber mit Blutzellen.

Diese anfänglich etwas paradox klingende Tatsache wird wohl

im Folgenden erst einer kurzen Erläuterung bedürfen, ehe sie zum genügenden Verständnis solch widersinniger Angaben völlig reif erscheint.

SCHULZE hat einfach ohne jede empirische Begründung die Behauptung gewagt, daß die im abdominalen Fettkörper aufs deutlichste ausgeprägten Zellen (Önocyten) mit den in der jungen Käferflügeldecke erscheinenden Zellelementen (Blutzellen) identisch sind, ohne sich wenigstens an einem Flügeldeckenschnittpräparate einen gewissen Anhaltspunkt für seine Spekulationen wie für die Aufstellung wissenschaftlicher Termini (Carotingewebe, Carotinzellen, Carotinocyten) zu sichern.

Beide Zellformen, die in absolut keinem genetischen Zusammenhange miteinander stehen und auch morphologisch zu keiner Verwechselung Veranlassung geben können, wurden trotz alledem von SCHULZE nicht nur in engste Beziehung gesetzt, sondern unter dem Namen „Carotinzellen“ vielmehr als vollkommen identische Gebilde angesprochen.

e) Die SCHULZE'schen Zellteilungen.

In einem der vorhergehenden Kapitel hatte ich bereits darauf aufmerksam machen können, daß sich die Histogenese des Flügeldeckenfettkörpers durch die enge Aneinanderlagerung und Differenzierung von aus den Epithelien herzuleitenden Blutzellen charakterisiert. Hierbei muß ich aber ausdrücklich betonen, daß ich bei diesem Prozesse weder bei den Coccinelliden noch bei den Chrysomeliden keine einzige sicher nachweisbare Zellteilung bisher habe ausfindig machen können.

Beim Feststellen von Teilungsfiguren erscheint mir aber gerade hier deshalb doppelte Vorsicht geboten, weil die im Fettkörper auftretenden multinucleären Zellen in Verbindung von fälschlich interpretierten Totalpräparaten allzu leicht, wie wir dem Folgenden entnehmen können, zu einer irrümlichen Auffassung zu verleiten scheinen. In solchen zweifelhaften Fällen können einzig und allein nur möglichst dünne Serienschnitte Gewißheit verschaffen, die dann auch bei allen meinen bisherigen Beobachtungen einwandfrei darlegten, daß von Zell- resp. Kernteilungen durchweg nicht gesprochen werden konnte.

Multinucleäre Zellen des Fettkörpers sind bereits von LEYDIG (1859) angegeben worden, der sie für Verschmelzungsprodukte der einzelnen Zellen hält. WIELOWIEJSKI (1886) spricht sogar den Fett-

zellen meistens zwei Kerne zu. Unter diesen Gesichtspunkten hat es dann auch durchaus nichts Widersinniges, wenn HENNEGUY (1904) und BERLESE (1909) im jungen imaginalen Fettkörper von *Calliphora erythrocephala* Zellen mit je sechs oder sogar je sieben ruhenden Kernen bildlich zur Darstellung bringen können.

Nach meiner bereits vorher betonten, durch fortlaufende Untersuchungen immer wieder bestätigten Ansicht bin ich geneigt, seine Vielkernigkeit geradezu als ein Charakteristikum des jungen Fettkörpers anzusprechen. Diese meine Ansicht schließt sich direkt an die Angabe THANHOFFER'S (1889) an, nach welcher den Fettzellen nur zur Zeit ihrer Bildung Kerne zukommen. Weiterhin stimme ich der vorigen Angabe LEYDIG'S insofern bei, als nach meinem Dafürhalten die einzelnen Zellen verschmelzen, doch gehe ich insoweit über diese hinaus, als mit diesem Verschmelzungsprozesse nach meinen Beobachtungen allmählich eine Verminderung in der Zahl der Kerne nachzuweisen ist. Ich nehme an, daß diese vielen, so stark chromatinhaltigen Kerne sich beim voll entwickelten Fettkörper zum größten Teil in die von nur einem schwachen Gerüst getragenen enormen Mengen an Reservematerialien umgesetzt haben, deren einzelne Bestandteile sich während der Ruhe- oder Geschlechtsperiode nach und nach in der Leibeshöhlenflüssigkeit wieder auflösen, um auf diese Weise dem Tiere mit dem Überschusse einer günstigen Nahrungsperiode über die Zeit der Nahrungsstockung (Sommer- und Winterruhe) oder Zeiten größter Energieumsetzungen (Geschlechtsperiode) hinwegzuhelfen.

Bei der Prüfung der SCHULZE'Schen Angaben über die Vermehrung seines „Carotingewebes“ muß uns sofort die Fülle und Mannigfaltigkeit der Teilungen überraschen, die er diesem seinem neuen Gewebe zuspricht. Ohne sich weiter um ein Färbeverfahren zu kümmern, begründet er seine diesbezüglichen Befunde auf schwach lichtbrechende, kreisrunde Bläschen, die beim Studium einer lebend-frischen Flügeldecke sich dem bewaffneten Auge darbieten, also auf Elemente, für die der Beweis noch aussteht, daß es sich in ihnen in der Tat um Kerne handelt. Daß hier aber sehr leicht zu wechselnde Erscheinungsformen mit in Frage kommen können, dafür spricht schon der Umstand, wie schwer sich SCHULZE mit dem Gedanken vertraut machen konnte, als sich ähnliche, von ihm in gleicher Weise als Kerne angesprochene Gebilde in den Flügeldecken der Coccinelliden mittels der Färbemethode als Vacuolen nachweisen ließen. Zudem gründen sich diese SCHULZE'Schen Teilungsphänomene

nicht nur auf hypothetische Zellgebilde, sondern sie wurden aus lebenden Flügeldecken herausgelesen, d. h. aus den Projektionen der mannigfaltigen Gewebelemente, wie sie eben diese Organe zu beherbergen pflegen. Solche, durch dieses Verfahren gewonnene Bilder stellen die Grundlage dar, auf die SCHULZE seine verschiedenen Teilungsphänomene zurückführt. In Anbetracht dessen scheint es diesem Forscher ein leichtes zu sein, uns bereits an einem einzigen kleinen Photogramme (Phot. Fig. 2) sowohl Mitosen und Amitosen als auch Zellen vorzuführen, bei denen angeblich das Plasma noch nicht durchgeschnürt ist, wenn die Kerne bereits zu neuen Teilungen schreiten. Das Auftreten solcher Kuriositäten kann unter den angegebenen Ursachen keineswegs wundernehmen, zumal wenn solche merkwürdigen Angaben nicht vereinzelt dastehen. So können wir wörtlich auf p. 8 folgendes vermerkt finden:

„Nach vollständiger Ausbildung des Zellkomplexes in den Decken haben die Zellen im Zusammenhang unregelmäßig polygonale Form (fig. 3). — Auch hier noch sind direkte Kernteilungen zu beobachten, wobei der Kern seine gleichförmige Struktur nicht ändert. Die Teilungsfiguren erinnern etwa an zwei konjugierende Diffflugien. Bisweilen zeigt die eine Kernkomponente feinere Chromatinbröckchen als die andere (fig. 3). Die Durchschnürung des Plasmas unterbleibt oft, so daß die Zellen dann zweikernig sind (fig. 3).“

Von größtem Interesse erscheint hier unter anderem die Behauptung, nach der es SCHULZE vermeintlich gelingen konnte, ohne Zuhilfenahme der mikroskopischen Technik uns über die feinere Verteilung des Chromatins lediglich aus den Projektionsbildern der in den Flügeldecken eingeschlossenen Gewebslagen genaue Aufschlüsse zu geben. Nicht mindere Beachtung verdienen die beigefügten Photogramme, welche von lebenden Elytren erzielt wurden. So sehen wir bei Phot. fig. 2 die zumeist in der Mehrzahl in den einzelnen Zellen auftretenden, von SCHULZE als Kerne angesprochenen Gebilde zur Darstellung gebracht. Finden sich zwei dieser Elemente bei *mi* in naher Vereinigung, so wird dieses Bild als Mitose definiert. Ich will es hierbei in das persönliche Ermessen des Lesers stellen, ob er solcherlei Hinweise an den Photogrammen bestätigen und in Phot. fig. 10 eine auf einem Abdominalschnitte gewonnene Kernteilung als solche befürworten kann.

Meine umfangreichen Untersuchungen an den Coccinelliden und Chrysomeliden sowohl wie die eingehende Durchforschung derjenigen Stadien von *Melasoma vigintipunctatum*, denen gerade die SCHULZE-

schen Photogramme ihren Ursprung verdanken, zeigten durchweg, daß die in den lebendfrischen Flügeldecken als Teilungen bezeichneten Bilder in keinem einzigen Falle als solche weder in gefärbten Totalpräparaten noch an lückenlosen Schnittserien ihre Bestätigung finden konnten. Wir gehen deshalb wohl in der Annahme nicht fehl, wenn wir die Begründung zu solchen Angaben durchweg fälschlich interpretierten Projektionsbildern zusprechen.

Ist man heutzutage in der Deutung von Teilungsfiguren, besonders wenn es sich um somatische Zellen handelt, erfreulicherweise äußerst vorsichtig geworden, so glaubt man sich tatsächlich bei der Prüfung der SCHULZE'schen Ermittlungen in die Zeit des Auftretens dieser Theorie mit ihren sich überstürzenden Angaben zurückversetzt, in eine Periode, in welcher, wie SCHWESINGER (1909) und WEINREICH (1909) hervorheben, alle möglichen Figuren für Teilungserscheinungen gehalten wurden, aus dem einen Grunde, um „auch“ welche gesehen zu haben.

„Es gehören aber, wie besonders die Arbeiten von FLEMMING und VAN BENEDEN zeigen, noch andere Faktoren dazu; vor allem unermüdliche, zäh ausharrende Geduld in der Beobachtung, Auffinden günstiger Untersuchungsobjekte und — nicht zu vergessen! — leistungsfähige Untersuchungsmethoden, denn am lebenden oder frischen Material ist nur hier und da ein Einblick zu erlangen“ (SOLGER, 1892).

Hiermit wende ich mich der Prüfung der SCHULZE'schen Untersuchungsmethode zu, aus deren Verlauf wir alsbald entnehmen können, daß lediglich in ihrer Anwendung die Begründung für solche einschneidende Irrtümer zum weitaus größten Teile gefunden werden kann.

f) Kritik der SCHULZE'schen Untersuchungsmethode.

Die SCHULZE'sche Untersuchungsmethode besteht, soweit wir seine Abhandlung als den authentischen Ausdruck seiner Forschungen hierfür heranziehen können, beim Studium des Flügeldeckengewebes in der Durchmusterung lebendfrischen Materials. Hierüber entnehmen wir seiner Arbeit folgendes:

„Ich bin nun zu einem anderen Verfahren übergegangen, dem ich es verdanke, wenn ich jetzt die Entwicklung dieses eigentümlichen Gebildes in den Hauptsachen darlegen kann, einem Verfahren, das auch für andere Untersuchungen sehr aussichtsreich zu sein scheint, nämlich dem Untersuchen und Photographieren der lebenden

Objekte auf den verschiedenen Entwicklungsstadien. Nachdem der photographische Apparat eingestellt war, wurde ein Stück der Flügeldecke abgeschnitten, schnell direkt in Kanadabalsam gebracht und dann die Aufnahme, nachdem ein ZETTNOW'scher Lichtfilter in den Strahlengang eingeschaltet war, gemacht. Trübungen durch etwaiges Wasser in den Zellen traten nicht ein; nur mußte der ganze Prozeß in wenigen Minuten beendet sein, da sonst der Balsam das Carotinoid löste.“

Da SCHULZE bei der Herstellung von Flügeldecken-Schnittpräparaten auf technische Schwierigkeiten stieß, hat er von dieser Methode Abstand genommen. Auch konservierte Flügeldecken-Totalpräparate führten nach seinen Angaben nicht zum Ziele.

Das angewandte Verfahren ist jedoch weder hinreichend noch erschöpfend, sondern in doppelter Hinsicht, bildlich wie wörtlich gesprochen, als durchaus einseitig zu bezeichnen. Zunächst können wir bei der mikroskopischen Beobachtung einer Flügeldecke nicht in die histologischen Feinheiten des Gewebes eindringen, sondern es gelangen immer nur die Projektionen seiner verschiedenen Elemente zur Anschauung. Hierbei wird also die räumliche Ausdehnung in die Tiefe unberücksichtigt gelassen, so daß nur in der horizontalen Ebene umgrenzte Bilder zur Darstellung gelangen können (cf. Phot. fig. 26). Die SCHULZE'sche Methode stellt also, wenn ich mich hier einmal eines etwas groben Vergleiches bedienen darf, gewissermaßen eine Durchröntgung der lebenden Flügeldecke dar. Daß aber ein solches Verfahren, wenn es wie hier zur Aufdeckung von feineren Gewebsstrukturen und sogar Kernteilungen verwandt wird, notgedrungen zu Fehlschlüssen verleiten kann, das wird noch durch die verschiedenartigsten Gewebe, die den Flügeldeckenraum durchsetzen, geradezu bestärkt. Als solche kommen neben dem hier in Rede stehenden Fettkörper zumeist Epithelien, Tracheen, Nerven und Blutzellen in Frage. Des weiteren tritt aber noch bei dem von SCHULZE studierten *Melasoma vigintipunctatum* eine solche Fülle von radiär um einen Zentralkanal ausstrahlender Drüsen hinzu, daß man von der Aufsicht unmöglich allein genügenden Aufschluß über den Charakter der übereinanderlagernden und sich teilweise durchdrängenden Gewebe erhalten kann.

Nun hatte bereits ADOLPH (1880) Insectenflügel zwischen 2 Glasplatten gebracht und sodann photographiert. Ihm kam es aber keineswegs auf die Darstellung des lebenden Gewebes, sondern einzig und allein auf den Verlauf der Aderung an. SCHULZE be-

diente sich dieses Verfahrens zur Erforschung des lebenden Inhalts der Käferflügeldecken, welche er jedoch vom lebenden Tiere abtrennte, um sie sodann in Canadabalsam, d. h. einem in Xylol gelösten Harze, einzubetten.

Daß das Abschneiden der Elytren und besonders ihr Eintauchen in Xylol von durchgreifendem Einflusse auf das lebende Gewebe sein wird, ist schon von vornherein anzunehmen. Haben wir es doch mit Gewebsstücken zu tun, die sich nach ihrer Abtrennung vom Körper bereits in keinem physiologischen Zustande mehr befinden, die also nur *cum grano salis* als lebend angesprochen werden können. Außerdem läßt die hohe Affinität des Xylols zu den überaus reichlich vorhandenen Fetten und Lipoiden für diese sowohl wie für die sie umgebenden Zellen das Schlimmste befürchten. Allerdings gibt SCHULZE zu, daß man möglichst schnell verfahren muß, läßt uns aber hinterher sowohl über die Dauer der Einwirkung, wie auch über ungünstige Nebenerscheinungen vollkommen im unklaren.

Die Erfahrung, die ich selbst über die Brauchbarkeit dieser Methode gewinnen konnte, bezeugte einwandfrei, daß bei ihrer Anwendung äußerste Vorsicht nicht genug geboten erscheint. So müssen die zu photographierenden Stücke vor und nach jeder Aufnahme immer wieder geprüft werden, ob das lebende Gewebe nicht bereits chemisch alteriert wurde, zumal ja die Schnittfläche und die zahlreichen Poren der Flügeldecke dem ins lebende Gewebe vordringenden und begierig Fett aufnehmenden Xylol durchaus Vorschub leisten. Ja trotz dieser angewandten Vorsichtsmaßregel gibt uns doch nichts eine sichere Gewähr, daß wir auf alle, auch die feinsten in Erscheinung tretenden Veränderungen genügend unser Augenmerk gerichtet haben, zumal die Zeit drängt, da mit jeder Verlängerung des Prozesses die Möglichkeit einer Schädigung durch das eindringende Solvens noch bestärkt wird. Dieser *Circulus vitiosus*, der sich vor der Hand nicht weginterpretieren läßt, treibt uns dazu, entweder zugunsten einer genauen Prüfung auf die Schnelligkeit der Aufnahme oder *vice versa* zu verzichten.

Anfänglich hatte auch ich diese von SCHULZE besonders mir gegenüber angepriesene Methode *bona fide* angewandt, wodurch mir auch ihre Nachteile nicht unbekannt bleiben konnten. Die nähere Veranlassung zur Aufdeckung solcher ungünstigen Nebenerscheinungen ergaben die von genanntem Autor in den Flügeldecken von *Melasma vigintipunctatum* mit besonderem Nachdrucke hervor-gehobenen krystallinischen Gebilde, die ich in allen von mir durch-

forschten lebenden Flügeldecken sämtlicher Coleopteren niemals zu Gesicht bekommen konnte, wieviel Mühe ich auch immerhin dazu verwenden mochte. Der Zufall wollte es, daß ich auch mit diesen Gebilden bekannt wurde.

Beim Studium stark ausgefärbter Käfer (*Melasoma vigintipunctatum* f. *miniata*) mußte ich bei einer Flügeldecke etwas länger auf die Ermittlung eines brauchbaren photographischen Bildes verwenden, als ich plötzlich bei stärkerer Vergrößerung krystallinische Nadeln und bald darauf auch die von SCHULZE beschriebenen krystallinischen Gebilde im Gesichtsfelde bemerkte, deren Zahl sich merkwürdigerweise, je länger ich das Präparat beobachtete, immer stärker vermehrte. Gleichzeitig fing der Fettkörper an, hier und da große Fettkugeln abzustößen. Durch diese Befunde wurde der Verdacht rege, daß das eindringende Xylol die Bildung solcher krystallinischer Elemente nicht nur begünstigte, sondern geradezu hervorrief. Diese meine Befürchtung fand dadurch ihre Bestätigung, daß ich an allen daraufhin mit besonderem Eifer durchforschten, besonders stark ausgefärbten Decken (*Melasoma vigintipunctatum* f. *miniata* wie auch solcher ihrer Stammform), niemals am lebenden Gewebe ohne Zuhilfenahme des Canadabalsams solche Gebilde zu Gesicht bekommen konnte. Als eine ausgezeichnete Methode, um sich in ausgefärbten Flügeldecken die SCHULZE'schen krystallinischen Gebilde künstlich herzustellen, kann ich jedoch die Einbettung solcher lebenden Decken in Canadabalsam nur empfehlen, wobei es in das Belieben jedes einzelnen gestellt sein mag, sich alsbald eine Musterkarte dieser Elemente auf dem einfachsten Wege zu sichern. Gute Illustrationen hierzu geben jedoch die von SCHULZE beigelegten Photogramme fig. 3 und 7, während uns in Phot. fig. 5 und 6 die durch den Canadabalsam bewirkte Auflösung des Fettkörpers nicht vorweggenommen werden kann. Nebenher verdient Phot. fig. 5 auch insofern für einen Augenblick unsere Beachtung, als es durch die Wiedergabe einer abgeknickten Trachee den Gedanken an eine den gewöhnlichen Anforderungen widersprechende Behandlungsmethode etwas zu aufdringlich fordert.

SCHULZE trägt jedoch kein Bedenken, alle diese Kunstprodukte seines mikrophotographischen Verfahrens als Bestandteile des lebenden Gewebes anzusprechen, um sie sodann zum weiteren Ausbau seiner Theorie zu verwerten. Vor allen Dingen hätte sich dieser Forscher aber erst über die Brauchbarkeit seiner Methode aufs eingehendste vergewissern müssen, ehe er daran gegangen wäre,

lebende Gewebe in völlig differenten Reagentien zu untersuchen, um auf ihrer Grundlage der Lösung wissenschaftlicher Probleme näher treten zu können.

Soweit ich mir über den chemischen Vorgang, der zum Erscheinen dieser Krystallgebilde Veranlassung gibt, ein Urteil erlauben darf, so wird m. E. anscheinend das Fett durch das eindringende Xylol schnell angezogen und gelöst, während das Lipochrom vorläufig noch zurückgehalten wird. Ein ähnlicher Befund wird von TOLDT (1870) für die Wirbeltiere notiert. Stark ausgefärbte Elytren pflegen wohl deshalb diesen Prozeß zu begünstigen, weil dann die vorhandenen Fettstoffe einen hohen Sättigungsgrad an Lipochromen erreicht zu haben scheinen, so daß letztere, wenn ihnen ihr Lösungsmittel durch das Xylol teilweise entzogen wird, alsbald zu einem krystallinischen Ausfall neigen. Ein ähnliches Beispiel bezüglich des Ausfalles von Krystallen aus übersättigten Lösungen wird in der Pathologie beim Gichtiker angegeben. Diese wenigen Bemerkungen mögen genügen, um wenigstens einen gewissen Anhaltspunkt für derartige Erscheinungsformen zu liefern. Natürlich können und wollen solche Anschauungen nicht als ausschlaggebend angesehen werden, da wir uns hierbei doch der Kompliziertheit der Reaktionen wohl bewußt bleiben wollen, welche ein chemisches Reagens im lebenden Tierkörper unweigerlich nach sich zieht.

Es ist hier am Platze, die Tatsache festzuhalten, daß sich bei älteren Exemplaren von *Melasma* namentlich zur Zeit der Geschlechtsperiode wohl in den gelb gefärbten lateralen Partien des abdominalen Fettkörpers winzige rubinrote Krystalloide von wechselnder Gestalt und Größe mit stärkeren Systemen ausfindig machen lassen, wie ich solche in Fig. 17 nach einem Quetschpräparate zur Darstellung bringen kann. Man geht wohl in der Annahme nicht fehl, daß diese Farbstoffgebilde, die höchstwahrscheinlich noch keine einheitlichen Körper in fettfreier Form darstellen, bei möglichst guten Ernährungsverhältnissen aus ihrer übersättigten fettigen Lösung ausgefallen sind. Daß ich sie niemals in den Flügeldecken auch bei anderen Species habe ausfindig machen können, dürfte wohl in dem stärkeren Einflusse des Lichtes, das ja bekanntlich die Zersetzung der Lipochrome begünstigt, seine Erklärung finden. Die beigegefügte Zeichnung bei 760facher Vergrößerung zeigt im Vergleiche zum SCHULZE'schen Photogramme 3 (300:1), daß diese Krystalloide mit den in Rede stehenden Krystallgebilden benannten Autors nicht verwechselt werden können. Hiergegen spricht allein schon die

Größe und Gestalt dieser Krystalloide im Hinblick auf die entsprechenden Verhältnisse der Fettzellen und der Tracheen. Bettet man dagegen solche frische Flügeldecken in Canadabalsam ein, so kann man sich, wie gesagt, auch alsbald mit diesen SCHULZE'schen Krystallgebilden hinreichend vertraut machen.

Die bei diesem Auskrystallisierungsverfahren in den Vordergrund des Interesses gerückten, stark ausgefärbten Individuen von *Melasma vigintipunctatum*, deren Träger durch AUEL (1909) als die *f. miniata* wegen ihrer rötlichen Flügeldeckentönung von der Stammform abgetrennt wurden, sind nach meinem Dafürhalten nur als besonders gut ernährte Vertreter der gleichen Species zu betrachten. Derartige Fälle treten auch anderswo bei den Chrysomeliden auf. So bildet TOWER (1903) eine ebensolche Form von *Leptinotarsa decemlineata* ab. Meine Meinung schließt sich an SCHOLZ (1907) an, während SCHULZE, an die AUEL'sche Auffassung anknüpfend, seine krystallinischen Gebilde als ein Charakteristikum dieser Subspecies mit folgenden Worten begrüßt:

„Bei einem Teil der Individuen, die offenbar konstitutionell besonders kräftig veranlagt sind, ist die fettige Masse auffallend reichlich vorhanden und nimmt nach Verlauf einiger Wochen einen mehr orangegelben Ton an (5./7.), außerdem treten aber bei diesen nun in den Zellen kleine ziegelrote Körnchen auf (18./7.), die sich allmählich zu größeren, locker verteilten, krystallinischen, meist knorrigten Gebilden zusammenballen, die dann dem Auge den roten Gesamteindruck der *f. miniata* vortäuschen (Phot. 3).“

Weiter äußert sich hernach dieser Autor auf p. 5 über das physiologische Verhalten dieser Krystallgebilde in folgender Weise:

„Bei den Exemplaren der *f. miniata* fangen endlich auch die Kristalle an, sich zu verändern; sie liegen als große, dickflüssige, rote Tropfen in den Elytren, die um diese Zeit oft scheckig rot und gelb gefärbt sind. Noch einige Zeit später und das ganze Carotینگewebe geht durch fettige Degeneration zugrunde, die Zellen zerfallen in eine große Zahl größerer und kleinerer Tröpfchen, die allmählich mit dem Blut in den Körper zurückgelangen (Phot. 5 u. 6). Kurz vor dem Tode der Tiere findet sich von dem Gewebe in den Flügeldecken keine Spur mehr, nur einige wenige rote Carotinoidschollen und große farblose Kristalldrusen unbekannter Zusammensetzung liegen in ihnen (Phot. 7).“

Besser hätte nach meiner Ansicht die Einwirkung des Xylols auf das lebende Gewebe kaum beschrieben

werden können, eine Tatsache, die, wie wir vorhin sahen, durch SCHULZE allerdings eine etwas eigenartige Umwertung erfahren sollte.

Inwieweit fernerhin zu dem durch das Xylol eingeleiteten Prozesse noch der Druck des Objektivs, die Wärmestrahlung der Beleuchtung und die Dauer der photographischen Aufnahme als treibende Kräfte mitgewirkt haben, das entzieht sich jeder Beobachtung. Wie äußerst sensibel sich aber die hier in Frage kommenden Fettzellen auch dem geringsten Eingriffe gegenüber verhalten, darauf können bereits BÖHM u. OPPEL in ihrem Taschenbuch der mikroskopischen Technik genügend hinweisen, wenn sie hervorheben, daß bei der Untersuchung frischer Fettzellen in Wasser oder indifferenten Flüssigkeit einige oder viele Fettzellen zerplatzen und dann ihre Fettröpfchen konfluieren. „Man kann die Prozedur dadurch beschleunigen, daß man auf das Deckgläschen (etwa mit einer Nadel) drückt.“

Es darf nämlich bei Käferflügeldecken, die von Natur infolge ihrer ausgesprochenen Wölbung sich einer photographischen Aufnahme geradezu widersetzen, keineswegs außer Acht gelassen werden, daß diesen Organen mit einem etwas stärkeren Objektiv schwerlich so weit beizukommen ist, als es gerade, wie in unserem Falle, das Studium des Flügeldeckengewebes erheischt. Sucht man diesem Übelstande durch Anfertigung möglichst kleiner Flügeldeckenteilstücke zu begegnen, so würden dadurch wieder dem Xylol neue Eingangspforten geschaffen werden. Trotz alledem wirkt auch bei stärkeren Linsen die Krümmung der Decken immer noch störend, da das mikrophotographische Verfahren ja nur die genau in einer Ebene gelegenen Punkte klar und deutlich zu fassen vermag. Will man solche Bilder trotzdem zur photographischen Aufnahme verwenden, dann bleibt uns, sollten wir auf stärkere Systeme nicht doch lieber verzichten wollen, zur Erzielung einer genügenden Abflachung nur noch ein Druck auf das Deckgläschen vorbehalten, die dann zumeist durch die bindende Kraft des Canadabalsams bei nicht gar zu spröden Decken trefflich beibehalten zu werden pflegt. Daß es aber hierbei bei größeren Stücken leicht zu störenden Einknickungen kommen kann, ist selbstverständlich.

Bei dem photographischen Prozesse selbst ist man weiterhin stark von den Launen der künstlichen Beleuchtung abhängig, so daß bei nachträglich sich ergebender falscher Expositionszeit schnell zu einer neuen Aufnahme geschritten zu werden pflegt, ohne sich erst in der Eile und bei einem günstigen Präparate über eine eventuelle Veränderung des lebenden Gewebes genügend vergewissert zu haben.

In diesem Zusammenhange drängt es mich, darauf hinzuweisen, daß das fortgesetzte Photographieren sehr leicht die Interessen zuungunsten der wissenschaftlichen Untersuchung dergestalt verschieben kann, daß schließlich sportliche Beweggründe mehr und mehr in den Vordergrund treten. Es ist leicht erklärlich, daß auf diese Weise auch die übrigen wissenschaftlichen Hilfsmittel fortwährend Gefahr laufen, als „unmodern“ betrachtet und nicht mehr genügend gewürdigt zu werden. Schließlich vermag diese von der Wissenschaft als Hilfsmittel zur Darstellung bereits gewonnener Resultate zugelassene Technik gelegentlich solche extreme Formen anzunehmen, daß der von ihr Befangene sie zu seinen Untersuchungsmethoden erhebt, ja sie sogar für seine Ergebnisse, die den Fachgenossen entgangen sein sollen, verantwortlich zu machen sucht.

Der Leser, welcher mir bis hierher seine Aufmerksamkeit schenkte, wird bereits genügend beurteilen können, was es mit derlei Anpreisungen auf sich hat, und mir gewiß beistimmen, wenn ich betone, daß das herkömmliche Studierzimmer mit seinen bescheidenen Hilfsmitteln durchaus nicht durch das photographische Atelier mit seiner zeitraubenden Apparatur, in dem sich zu gerne in doppelter Hinsicht der Dilettantismus regt, verdrängt werden darf.

Ich bin weit davon entfernt, die Photographie vollständig aus der Reihenfolge wissenschaftlicher Hilfsmittel verdrängen zu wollen: im Gegenteil, zur Wiedergabe von genau in einer Ebene gelegenen Bildpunkten ist sie auch bei mikroskopischen Präparaten wie geschaffen. Handelt es sich jedoch, wie in unserem Falle, um mehr oder minder dicke Gewebsschichten ($40-60\ \mu$)¹⁾, deren Bildpunkte also verschiedenen Ebenen angehören, so sind die Resultate der Photographie zum wenigsten als günstige zu bezeichnen; denn sie gibt nicht nur das Erwünschte nur teilweise wieder, sondern wirkt überdies noch durch die verschwommene Wiedergabe von anderen nicht in derselben Ebene liegender Punkte geradezu störend.

Trefflich werden solche an die Mikrophotographie gestellten Anforderungen von NEUHAUSS (1890) mit folgenden Worten zurückgewiesen:

„Nun die Dicke der Objekte! Als ob es darauf ankäme,

1) „Die für mikrophotographische Aufnahmen bestimmten Schnitte sollen gewöhnlich nicht dicker als $6-8\ \mu$ sein“ (ASCHOFF u. GAYLORD, Kursus d. pathol. Histologie, 1900, p. 308).

möglichst viel von dem zu untersuchenden Gegenstande auf dem Objektträger abzulagern. Bei der Okularbeobachtung kann man selbst in sehr dicken Präparaten einiges erkennen; im Lichtbilde überdecken die unscharfen Umrisse der höher und tiefer gelegenen Ebenen die scharfe Zeichnung der Einstellungsebene und erzeugen jene genugsam bekannten Bilder, welche die Mikrophotographie so gründlich in Verruf brachten.“

Dieser Übelstand macht sich besonders bei stärkeren Systemen fühlbar, da ja mit der Brennweite auch die Fokustiefe abnimmt. Mit schwachen Vergrößerungen erhält man eher ein Übersichtsbild, aber auch hier kann die photographische Platte das subjektive Bild, welches infolge der Akkommodationsfähigkeit des Auges noch einen gewissen Ausgleich erfahren hat, nicht genau festhalten. Hierbei wollen wir ganz von dem Reproduktionsverfahren im Buchhandel absehen, bei dem bisher nur ganz selten einmal die Autotypie die zugrunde liegende Photographie an Schärfe und Klarheit hat erreichen können. Die photographische Wiedergabe von Flügeldecken-Totalpräparaten zur Darstellung der histologischen Feinheiten ihres lebenden Inhaltes gestaltet sich aber in der Regel noch viel komplizierter als in den vorher angegebenen Fällen. Haben wir es hierbei doch mit Organen zu tun, die sowohl eine ausgesprochene Krümmung aufweisen als auch in der Ausbildung der Cuticulargebilde und ihres lebenden Gewebes eine hohe Mächtigkeit entfalten, so daß die von ihnen erzielten Photographien sich von vornherein zu histologischen Studien als ungeeignet erweisen. Nur die Projektionsbilder der einzelnen Zellen oder Gewebsschichten können hierbei zur Darstellung gelangen, jedoch auch diese nur, wenn sie spärlich bzw. in dünnen Schichten vorhanden sind, so daß sich auf diese Weise ein gewisser Kontrast zwischen den einzelnen Bestandteilen des lebenden Gewebes und seiner Umgebung, wie auch zwischen seinen Einschlüssen (Kernen, Vacuolen, Fetten und Lipochromen), in der Lichtbrechung auslösen läßt. Diese Überlegung enthält bereits implizite die Tatsache, daß bei Elytren, deren Räume durch das lebende Gewebe vollständig ausgefüllt sind, jeder Einblick so gut wie ausgeschlossen erscheint, wodurch auch die photographische Wiedergabe von vornherein illusorisch wird.

Im Gegensatz zur Photographie kommt hingegen die Zeichnung der Akkomodationsfähigkeit des Auges entgegen, insofern sie durch sukzessives Einstellen der aufeinanderfolgenden optischen Durchschnittsebenen gewonnen werden kann. Auf diese Weise wird es

ermöglicht, die Einzelheiten des Präparats unter Ausschaltung aller störenden Unwesentlichkeiten (Farbstoffniederschläge, Fremdkörper, Überlagerungen usw.) zueinander in Beziehung zu setzen und auf diese Weise ein Bild zu gewinnen, das an Klarheit nichts zu wünschen übrig läßt, zumal uns hierbei noch die Farben zur genauen Wiedergabe des gefärbten Präparats wesentlich zur Seite stehen. Selbstverständlich kann hierbei die subjektive Note nicht völlig ausgeschaltet werden; aber auch so manche gute Photographie belehrt uns leider noch nicht, aus welcher Körperregion sie stammt und welchem komplizierten mechanischen „Verfahren“ sie ihr Dasein schuldet. Der wissenschaftlichen Ehrlichkeit müssen wir also nach beiden Seiten hin volles Verständnis entgegenbringen.

Alle diese oben angeführten Momente erscheinen aber dann von geringerer Wichtigkeit, wenn man auf den instruktiven Charakter der Zeichnung, welcher der Photographie, die nur mechanisch arbeitet, fast völlig abgeht, sein Augenmerk richtet. Durch diese im Wesen der Zeichnung beruhende, genaueste Durchforschung aller Einzelheiten eines wissenschaftlichen Präparats wird dem Beobachter die beste Gelegenheit geboten, sich vor Irrtümern, die in der nicht genügenden Beachtung feinerer Beziehungen beruhen, zu bewahren und seine Anschauung vollkommen mit den zugrunde gelegten Tatsachen in Einklang zu bringen.

Demgegenüber ist die Photographie, bei der allein schon die angewandte Technik einen ruhigen Gedankengang erschwert, meist dazu geneigt, nur den „springenden Punkt“ zu erhaschen, wodurch sie der gedanklichen Durchmusterung des Präparats innerlich widerstrebt und auf diese Weise allzu leicht zu einer oberflächlichen, geisttötenden Arbeitsmethode verleitet.

Kehren wir nun nach diesen etwas weithin ausholenden Erörterungen zu unserem Ausgangspunkte zurück, so können wir im Hinblick auf die SCHULZE'schen Veröffentlichungen getrost die Vermutung aussprechen, daß ein gut Teil seiner einschneidenden Irrtümer seiner überstürzten und höchst einseitigen Arbeitsmethode zuzuschreiben ist. Der Verlauf der weiteren Untersuchung wird lehren, daß sich diese Meinung, je weiter wir fortschreiten, immer mehr zur Gewißheit steigert.

g) Über einige Färbungserscheinungen bei Insecten.

In diesem Abschnitte möchte ich einige von SCHULZE angegebene Befunde, die sich speziell mit der Färbung der Flügel und

Flügeldecken bei Käfern und der Hemielytren bei Wanzen befassen, kurz besprechen.

Hier interessieren vor allem die seltsamen Angaben, die von SCHULZE p. 9 über das Zustandekommen der Flügeldeckenfärbung von *Goniocetena viminalis* f. *calcarata* veröffentlicht werden. Entgegen den Angaben der Autoren, die die Schwarzfärbung der Elytren auf die Verschmelzung ihrer Makeln zurückführen, argumentiert SCHULZE folgendermaßen:

„Ich fand nun, daß diese Spielart dadurch zustande kommt, daß das Licht total absorbiert wird von ungewöhnlich reichlich vorhandenen rötlichen Carotinoidmassen in den Decken. Hält man die Decke gegen das Licht, so erscheint sie rot.“

Diese beiden Sätze stehen zunächst in einem etwas absonderlichen Verhältnisse zueinander. Zuerst wird angegeben, daß das Licht von den Carotinoidmassen der Decken total absorbiert wird, wohingegen im darauf folgenden Satze noch rote Strahlen die Flügeldecke passieren. Lassen wir auch hierin eine noch so weitgehende Indulgenz walten, indem wir derlei Angaben einfach als unwesentlich ignorieren, so müssen wir doch notwendig mit um so größerem Nachdrucke gegen die in diesen Sätzen vertretene Anschauung Stellung nehmen.

Schnitte durch die Elytren dieser Form zeigten mit apodiktischer Sicherheit, daß ihre Schwarzfärbung einzig und allein auf dem Cuticularpigmente beruht, wohingegen die von SCHULZE hierfür verantwortlich gemachte Fettfarbe durchaus nicht in Erscheinung tritt (Fig. 20). Allerdings kommt das Lipochrom hier wie bei der Stammform in gleicher Weise zur Entfaltung, da seine Bildung durchaus nicht vom Lichte abhängig ist; es kommt eben durch die Schwarzfärbung der oberen Cuticularlage nicht zur Geltung.

Man kann sich die Schwarzpigmentierung der Flügeldecken verbunden mit ihrer rötlichen Transparenz experimentell etwa folgendermaßen veranschaulichen. Überlegt man eine gefärbte Glasplatte mit einem tief schwarzen Stoffe, etwa mit einem Samtlappen, und hält dann die Glasplatte mit diesem Überzuge gegen das Licht, so können wir deutlich die Farbe des Glases durchschimmern sehen, während diese bei der Aufsicht völlig latent bleibt. Die Samtlage würde also hier dem dunklen Cuticularpigment und die bunte Glasplatte dem Lipochrome des interlamellösen Gewebes entsprechen. Eine Anzahl von Lichtstrahlen durchdringen somit unverändert das Cuticular-

pigment, unterliegen sodann in den vorhandenen Lipochromen einem Absorptionsprozesse, um zuletzt die untere Lamelle wieder in einer bestimmten Farbe zu passieren.

Bezüglich der physikalischen Eigenschaften dieses Cuticularfarbstoffes darf ich wohl noch bemerken, daß es sich hierbei um ein diffuses, vollkommen gleichmäßig verteiltes Pigment der oberen Cuticularlage handelt, welches mit der Färbung der Makeln bei der Stammform durchaus übereinstimmt.

Wir müssen also auch in diesem Falle gegen SCHULZE den Angaben der Autoren, welche die Schwarzfärbung als eine Verschmelzung der Flügeldeckenmakeln ansprachen, ihre volle Berechtigung zuerkennen. Ich möchte hierbei nur an die Bemerkung KOLBE's (1889) speziell für *Coccinella bipunctata* erinnern.

Um die Tragweite dieser Einzeluntersuchung im Hinblick auf die SCHULZE'schen Darlegungen voll zu würdigen, möchte ich im Anschlusse hieran die unverkennbare Tatsache nicht übergehen, daß es eines einzigen Schnittes durch eine solche Flügeldecke bedurfte, um sich kurzerhand volle Klarheit zu verschaffen.

Einen dem vorigen nahestehenden Irrtum finden wir bereits auf der ersten Seite der SCHULZE'schen Arbeit verzeichnet, auf den wir auch später noch einmal ausführlicher zu sprechen kommen werden. Es handelt sich hierbei um die Cuticularfarbe des von diesem Autor aufs eingehendste studierten *Melasoma vigintipunctatum*. Wir finden hier nämlich die merkwürdige Angabe, daß die Flügeldeckenfärbung dieser Species einzig und allein durch das „Carotingewebe“ hervorgerufen werde. Schneidet man jedoch eine solche Elytre, so erkennt man wieder auf den ersten Blick, daß hier der Cuticularfarbstoff nicht minder deutlich als bei anderen Coleopteren in Erscheinung tritt (Fig. 21 u. 22). Das Lipochrom ist bei dieser Species sogar in der Regel nicht so stark ausgeprägt wie bei anderen Vertretern dieser Familie, wie z. B. *Melasoma populi*, *Gonioctena viminalis* und *Chrysomela polita*, bei Käfern, welche sich zumeist zeitlebens durch die konstante Rötung ihrer Elytren auszeichnen. *Melasoma vigintipunctatum* zeigt hingegen während der größten Zeit ihres Lebens eine mehr strohgelbe Flügeldeckenfarbe, welche zum Teil auf der ziemlich konstanten honiggelben Färbung des Lipochroms basiert. Nur bei einigen besonders günstig ernährten Individuen macht sich auf dem Höhepunkte des Lebens stellenweise auf den Flügeldecken eine mehr ziegelrote Tönung bemerkbar, ein Zeichen, daß hier das Lipochrom einen höheren Grad von Intensität

aufweist. SCHOLZ (1907) drückt dieses Verhalten mit folgenden Worten aus:

„Das Rot war jedenfalls nur während der Paarungszeit so schön ausgebildet, so daß wir hier von einem Hochzeitskleide sprechen müssen. Mit dem Kulminationspunkte des Lebens fällt naturgemäß die höchste Entwicklung der Farbe zusammen.“

Diesen Angaben können wir um so mehr beipflichten, als auch bei anderen Tiergruppen, z. B. Fischen, eine enorme Aufspeicherung von Farbstoffen während der Geschlechtsperiode statthabte. Es handelt sich also wohl in diesen und ähnlichen Fällen um wertvolles Reservematerial, welches bei gesteigertem Energieumsatze eine nicht zu unterschätzende Bedeutung für die Ökonomie des Lebens gewinnt.

Könnten wir also auch bei *Melasoma vigintipunctatum* die Ausbildung des Lipochroms bis zu einem gewissen Stadium deutlich verfolgen, so würden wir doch viel zu weit gehen, wenn wir mit SCHULZE die Färbung der Flügeldecken bei dieser Species einzig und allein auf diesen Farbstoff zurückführen wollten. Auf Grund der anatomischen Untersuchungen müssen wir vielmehr zu der Überzeugung gelangen, daß sich hier die Farbe der Elytren aus zwei Komponenten, dem Cuticularpigmente (schwarz und gelb) und dem Lipochrom (gelb bis rot), zusammensetzt.

Im Anschlusse an die oben zitierte Arbeit von SCHOLZ (1907) möchte ich in diesem Zusammenhange noch kurz darauf hinweisen, daß seine interessanten biologischen Skizzen uns bei SCHULZE p. 4 zum größten Teil in etwas verstümmelter Form überraschen. Auffallend ist, daß letzterer jeden Hinweis auf die von ihm genau gekannte SCHOLZ'sche Darlegung hierbei unterdrückt.

Kurz vorher nimmt SCHULZE zu der Bemerkung Veranlassung, daß die Geschlechtsprodukte von *Melasoma vigintipunctatum* beim Schlüpfen des Käfers im Gegensatze zu anderen Insecten noch ganz unentwickelt seien. Diese Beobachtung erinnert an eine ähnliche Angabe MENEGAUX's (1901 bei derselben Familie, welche bereits durch POYARKOFF (1910) berichtigt werden konnte. Auch ich konnte keinen Unterschied in der Ausbildung der Geschlechtsprodukte gegenüber gleichalterigen Stadien anderer Käfer ausfindig machen. Allerdings sind die Sexualprodukte noch nicht völlig entwickelt, ein Verhalten, das jedoch in gleicher Weise bei allen bisher daraufhin untersuchten Coleopteren statthabte.

Verfolgen wir nunmehr die SCHULZE'schen Angaben über Färbungserscheinungen weiter, so stoßen wir alsbald auf die merk-

würdige Ansicht, daß die Rotfärbung der Hinterflügel mancher *Chrysomela*-Arten von einem ganz anderen Pigmente als die Färbung der Elytren bedingt sein soll. Über die Natur dieses Pigments vermissen wir jede nähere Angabe, doch wird ausdrücklich betont, daß es sich hierbei nicht um einen Körper der Carotingruppe, also wohl ein Lipochrom, handelt, auch dann nicht, wenn ein solches in den Flügeldecken deutlich nachzuweisen ist. Diese sehr problematisch klingende Meinungsäußerung findet bereits kurz nachher auf indirektem Wege von SCHULZE selbst ihre Berichtigung; denn in dem offenbar von diesem Autor inspirierten Referate v. Lengerken's (in: Deutsch. entomol. Ztschr. 1913) ist folgender Vermerk enthalten:

„Die Rotfärbung der Hinterflügel mancher *Chrysomela*-Arten beruht nicht auf dem Vorhandensein von an Zellen gebundenem, sondern nach neueren noch unveröffentlichten Untersuchungen des Verfassers auf diffus abgelagertem Carotin.“

Nach meinen eigenen Untersuchungen erreicht das Lipochrom bei den hier in Frage kommenden Species, z. B. *Chrysomela polita*, *Chrysomela fastuosa* u. a., einen solch hohen Grad von Intensität, daß es sowohl in den Zellen des Flügeldeckenfettkörpers als auch in den Hinterflügeln stellenweise eine mehr kardinalrote Färbung aufweist. Da LEYDIG (1860) bereits den Fettkörper auch in den häutigen Hinterflügeln der Coleopteren nachweisen konnte, das Lipochrom aber auch in den dort circulierenden Elementen der Blutflüssigkeit von HOLLANDE (1909) vorgefunden wurde, so kann kaum ein Zweifel mehr darüber auftauchen, daß auch hier die Färbung auf an Zellen gebundenes und diffus verteiltes Lipochrom zurückzuführen ist.

Über die von KOHL (1902) übernommene Befehdung des Terminus Lipochrom durch SCHULZE konnte ich bereits in meiner vorigen Arbeit eingehend berichten. WILLSTÄTTER u. MIEG (1907) sahen sich bereits dem ersteren Autor gegenüber zu der Bemerkung veranlaßt: „Die Angaben von KOHL sind irrtümlich“, und TSWETT (1911) bezeichnet die „Resultate“ KOHL's sogar als „einer vollständigen Revision“ bedürftig. Aber davon abgesehen, auch in unserem Sinne hat er es nicht durchzusetzen vermocht, daß die Bezeichnung Lipochrom als Gruppenname in der Biochemie, der doch gewiß in solchen Fragen das entscheidende Wort zufallen muß, jemals etwas an Bedeutung einbüßte, ein Umstand, der doch sicher-

lich dahin gedeutet werden kann, daß für die Abänderung dieses Terminus bisher noch gar kein zwingender Grund vorgelegen hat.

SCHULZE polemisiert offenbar zugunsten seiner krystallinischen Gebilde gegen die Bezeichnung Lipochrom. Lassen wir auch diese Bedenken, die eigentlich im Vorigen schon genügend widerlegt sind, immerhin gelten, so ist es doch zu verwundern, daß dieser Autor sich selbst noch nicht so recht über die Rolle des mit diesen Farbstoffen verbundenen Fettes klar werden konnte. Aus seinen diesbezüglichen Angaben ergibt sich nämlich folgendes Dilemma:

1. „Also sowohl bei den Tomaten als auch bei der *f. miniata* ist die Bildung des roten Carotinoids von der Anwesenheit reichlicher Reservestoffe, dort Stärke, hier Fett, abhängig“ (p. 10).

2. „Wie oben bemerkt, ist Fett ein gutes Lösungsmittel für Carotinoide und daher ihr Vorkommen im Fett ein ganz akzidentelles und nicht wesentliches Merkmal für sie“ (p. 12).

Ein rotes, ganz fettfreies Carotinoid glaubt SCHULZE sodann p. 14 bei der Feuerwanze *Pyrrhocoris apterus* L., angeben zu können. Beim näheren Zusehen müssen wir aber auch hier zu der Erkenntnis gelangen, daß es sich wiederum nur um einen Irrtum handeln kann.

PHISALIX (1894) hatte große Mengen dieser Hemiptere auf ihren Farbstoff hin untersucht und diesen dem Carotin als nahe verwandt bezeichnet. Er ging bei seinen Untersuchungen in der Weise vor, daß er sich sowohl mit Alkohol und Petrol als auch mit Schwefelkohlenstoff Auszüge herstellte. Von diesen zeigte der erstere eine gelbliche, der zweite aber eine dem Rot der Johannisbeere ähnliche Farbe. Meine neueren Untersuchungen bestätigen diese Befunde: Alkohol und Petrol greifen den roten Farbstoff dieser Wanze gar nicht an, wohingegen Schwefelkohlenstoff dieses Pigment, wenn allerdings auch nur langsam, in Lösung brachte. Beide Methoden nehmen aber gleichzeitig das Fett auf, und zwar Schwefelkohlenstoff in besonders starkem Maße. Es mußte deshalb auch das Lipochrom in beiden Lösungen anzutreffen sein, und es hat den Anschein, als ob es im ersteren Falle mit dem gelben Farbstoffe identisch ist, während beim Schwefelkohlenstoff seine Eigenfarbe durch das den Epidermzellen entstammende Rot nicht in Erscheinung treten kann. Es ist deshalb weit gefehlt, wenn SCHULZE den bei dieser Wanze so deutlich hervortretenden roten Farbstoff als ein Lipochrom anspricht, da PHISALIX in seiner zweiten Lösung ein Farbstoffgemisch vor sich haben mußte. Und in der Tat fiel die

für Lipochrome charakteristische Blaufärbung mit konzentrierter Schwefelsäure bei dem roten Farbstoffe dieser Hemiptere negativ aus, ein Verhalten, das deutlich auf ein anders geartetes Pigment hinweist. Hieraus darf man wohl mit gutem Rechte den Schluß wagen, daß der in beiden Lösungen vorkommende gelbe Fettfarbstoff hier allein die Deutung eines carotinartigen Farbstoffes hervorzurufen vermochte und das von SCHULZE gewählte Beispiel eines fettfreien, roten Carotinoids somit hinfällig geworden ist.

Nähere Einzelheiten über die diesbezüglichen SCHULZE'schen Angaben habe ich bereits in meiner früheren Arbeit veröffentlicht. Im übrigen möchte ich den Studien dieses Autors nicht vorgreifen, da er sich p. 15 genauere Untersuchungen, unter welchen wir auch wohl Näheres über die von ihm abgebildeten eigenartigen Krystallgebilde vermerkt finden werden, vorbehält.

2. Bemerkungen zu SCHULZE's „Chitin- und Cuticularstrukturen bei Insekten.“

a) Einleitung.

In dieser gleich in demselben Jahre publizierten Arbeit behandelt SCHULZE die Architektonik des Flügeldeckenskelets bei verschiedenen Coleopteren. Über seine Methode erfahren wir folgendes:

„Wenn ich heute in der Lage bin, über die feineren Strukturverhältnisse des Insectenchitins genauere und, wie ich hoffe, richtigere Angaben zu machen als meine Vorgänger¹⁾, so liegt dies in der Hauptsache darin, daß ich ein Verfahren anwandte, welches es mir ermöglichte, dicke Chitinlagen in ihre einzelnen morphologischen Bestandteile zu zerlegen und diese dann einzeln in der Aufsicht zu untersuchen und zu photographieren.“

Hieraus können wir bereits entnehmen, daß die SCHULZE'schen Resultate verschiedentlich von den Angaben der Autoren abweichen werden. Inwieweit jedoch hierbei von einer Berichtigung der Fachgenossen gesprochen werden kann, diese Vermutung verdient, zumal sie eine mit den vorigen Auseinandersetzungen verwandte Gruppe von Fragen involviert, nunmehr ihre spezielle Berücksichtigung.

SCHULZE unterscheidet im Bau des Flügeldeckenskelets drei sich verschieden verhaltende Typen, die sich im einzelnen in folgender Weise charakterisieren:

1) Beim Autor nicht gesperrt.

I. Typus (<i>Melasoma</i>).	II. Typus (<i>Lucanus</i>).	III. Typus (<i>Cicindela</i>).
Grenzlamelle,	Grenzlamelle, } Alveolarsaum, } Außenlage Lackschicht, }	Secretrelief,
Hauptlage, Dornenschicht.	Hauptlage, Dornenschicht.	Hauptlage, Dornenschicht.

Vergleichen wir diese drei Typen mit den Ergebnissen der Autoren, so finden wir, daß der zweite sich im wesentlichen mit ihren Befunden deckt, während die beiden übrigen, deren Prüfung wir uns im Folgenden angelegen sein lassen wollen, mehr oder minder ihre eigenen Wege gehen.

b) SCHULZE's Typus I (*Melasoma*).

Dieser Typus zeichnet sich durch das vollständige Fehlen der sogenannten Lackschicht aus, einer pigmentierten Lage, welche anderweitig sowohl in der äußeren Cuticula als auch im zentralen Teile der Säulen ihren Sitz zu haben pflegt.

Diese Angabe stößt wiederum bei den Autoren auf nicht geringen Widerstand. Hier ist es vor allem HOFFBAUER (1892), der auch das Flügeldeckenskelet zu seinen eingehenden Untersuchungen mit heranziehen konnte und deshalb gleichfalls in diesem Zusammenhange unsere Aufmerksamkeit verdient. Er nimmt p. 589 zu folgenden Worten Veranlassung:

„Die stets pigmentierte Oberfläche kann wie die Unterseite mit Skulpturierungen und Streifungen, Haar- und Stachelbildungen mannigfachster Art und Größe versehen sein.“

Vom zentralen Teile der Säulen berichtet er aber folgendes:

„Ihre Achse ist als Fortsetzung der äußersten d. h. ältesten Schicht pigmentiert.“

Sollten wir aber noch im Zweifel gelassen werden, ob diese HOFFBAUER'schen Angaben etwa eine Generalisierung zulassen, so müssen die folgenden Angaben auch diese Bedenken verschonen:

„Dieser Autor [BEAUREGARD] bemerkt ferner noch, daß das Pigment, welches die äußerste Schicht des Chitins homogen färbt, auch in den Querbrücken vorhanden ist, aber von der Epidermis durch farbloses Chitin getrennt ist. Beobachtungen, welche ich

bestätigen kann und bei allen von mir untersuchten Coleopteren gemacht habe.“¹⁾)

Hieraus folgt, daß die pigmentierte, zwischen Grenzlamelle und Hauptlage bei anderen Coleopteren vorgefundene, durch SCHULZE aber seinem Typus I nicht zugesprochene Lackschicht sich den bisherigen Beobachtungen gegenüber als ein durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal erweisen würde, vorausgesetzt allerdings, daß sich diese Angabe irgendwie empirisch begründen ließe. Wir werden uns also nunmehr der Klärung dieser Frage, die ich bereits im Vorigen kurz streifen konnte, zuzuwenden haben.

Zu meinen diesbezüglichen Untersuchungen verwertete ich, dem Vorgange LÉCAILLON's (1907) folgend, nur anatomisch einwandfreies Material, d. h. Flügeldecken, die weder durch Säuren, Alkalien noch durch Wärme irgendwie alteriert sein konnten. Genügendes Material warfen die histologischen Untersuchungen an Coccinelliden und Chrysomeliden immerhin ab. Fast durchweg bediente ich mich auch hier der Schnittmethode, wobei sich wiederum die Flachschnitte zumal beim Studium des Aufbaues der unteren Lamelle als besonders instruktiv erwiesen.

Diese Untersuchungen ergaben, daß die Architektur des Flügeldeckenskelets speziell des *Melasoma vigintipunctatum*, also des SCHULZE'schen Typus I, nicht die geringsten Abweichungen gegenüber den durch die vorhergehenden Forscher bei anderen Coleopteren angezeigten Beobachtungen aufweisen kann. Ich glaube dies hier um so entschiedener hervorheben zu müssen, als dieser Irrtum nebst beigefügter Zeichnung bereits in WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiol., Vol. 3, 1914, p. 1898 ff. Aufnahme finden konnte. Auch bei dieser Species ist also die Lackschicht entgegen den Angaben SCHULZE's sowohl in der äußeren Cuticula als auch in der Mitte der Säulen auf das markanteste ausgeprägt, so daß wir den Angaben BEAUREGARD's, HOFFBAUER's usw. vollkommen beistimmen müssen.

Fig. 21 und 22 zeigen die Architektur der Schnittfläche einer Flügeldecke von *Melasoma vigintipunctatum*. Man erkennt hier ganz deutlich die gelb pigmentierte Lackschicht, welche im Bereiche der Makeln kontinuierlich in eine schwarze Färbung übergeht. Die in Rede stehende Lage hebt sich hier deutlich von der mit Eosin rot gefärbten Hauptlage ab.

In diesem Zusammenhange halte ich es für am Platze, auf ein

1) Beim Autor nicht gesperrt.

Unterscheidungsmerkmal, dem SCHULZE anscheinend gegenüber der Hauptlage großen Wert beimißt, gesondert hinzuweisen. Es betrifft die Löslichkeit der Lackschicht in verdünnter Kalilauge. Nach meinen Untersuchungen sowohl an *Melasoma vigintipunctatum* als auch an anderen Coleopteren konnte ich durchweg feststellen, daß die sogenannte Lackschicht durchaus nicht in Kalilauge löslich ist. Der SCHULZE'sche Irrtum findet wohl in dem Umstande seine genügende Erklärung, als durch das genannte Reagens das Pigment aus der Lackschicht ausgezogen wird, während diese selbst nicht mit in Lösung geht. Das Schwinden der Farbe hat also wohl hier zu der Meinung Veranlassung gegeben, daß der Träger des Pigments, nämlich die Lackschicht, gleichfalls durch die Kalilauge gelöst worden sei. Dieses von SCHULZE angegebene Charakteristikum der Lackschicht ist also hinfällig.

In dem Vorhergehenden haben wir aber gesehen, daß *Melasoma vigintipunctatum* eine Lackschicht durchaus nicht abgesprochen werden kann. Hiermit ist die Abtrennung einer besonderen Gruppe von Coleopteren, welche sich durch den Mangel einer Lackschicht zu erkennen geben soll, also gänzlich illusorisch geworden. Wir können uns deshalb weiterhin dem dritten Typus zuwenden, da, wie bereits bemerkt, die zweite Gruppe sich mit den Angaben der Autoren ziemlich deckt.

c) SCHULZE's Typus III (*Cicindela*).

SCHULZE machte „die merkwürdige Entdeckung, daß bei vielen Elytren mit besonders ausgeprägter Oberflächenskulptur sich diese in verdünnter Kalilauge im Thermostaten völlig auflöste. Dies führte zur Auffindung des dritten Typus des Deckenbaues“.

Zunächst interessiert uns die merkwürdige Angabe, daß die Löslichkeit in Kalilauge, welche bereits als ein Erkennungsmerkmal der vorhin besprochenen Lackschicht angegeben wurde, trotzdem noch zur Entdeckung einer neuen gesonderten Gruppe Verwendung finden konnte. Aber SCHULZE führt noch ein zweites Merkmal an, welches er differentialdiagnostisch gegenüber seiner Lackschicht in folgender Weise zu verwerten sucht: diese neue, von ihm als Secretrelief bezeichnete, ein Drittel der gesamten Flügeldecke umfassende Lage soll nicht wie die Lackschicht von den Epidermzellen ausgehen, sondern einem Drüsensecret ihren Ursprung verdanken, welches sich über die dorsale Chitinschicht ergießt, indem es dort in dicker Lage alle vorgebildeten Erhebungen und Vertiefungen naturgetreu

nachahmt. An den Mündungen der Poren staut es sich jedoch und bildet hier nach seiner Erhärtung buckelförmige Erhebungen. Allerhand weit hergeholte Termini müssen diese gewagte Hypothese, die nur als eine bis in alle Einzelheiten wiederholte, jedoch längst berichtigte Angabe TOWER's angesprochen werden kann, besonders schmackhaft machen.

TOWER (1900) hatte nämlich die Ansicht ausgesprochen, daß die Cuticularfarbe der Käfer eine wachsartige, von Hypodermaldrüsen ausgeschiedene Substanz darstelle, welche durch Oxydation allmählich ihre volle Färbung erhalte. Durch diese Angabe suchte er also die äußere gefärbte Lage auch ontogenetisch von der unteren ungefärbten zu trennen. Aber bereits im Jahre 1903 zieht TOWER diese seine Ansicht ausdrücklich mit folgenden Worten zurück:

„In an earlier paper (1900) I advanced the view supported by some evidence, that the cuticula colors are due to secretions poured out upon the surface of the cuticula. This assertion was based partly upon the existence of deeply staining granules in the pore canals of the cuticula which were derived from the hypodermal cells; and, further, upon the appearance of the primary cuticula, which seemed to be in blocks or masses upon the surface of the secondary cuticula. A careful study of Coleoptera has shown the error of my former interpretation.“¹⁾

Höchst auffallend ist es, daß SCHULZE diesen Passus aus der von ihm doch zitierten TOWER'schen Arbeit gänzlich unberücksichtigt läßt. Aber dies nicht allein, auch die von ihm mit dieser wichtigen Secretausscheidung betrauten Drüsen sind für ihn noch rein hypothetische Gebilde, über welche er uns sowohl selbst noch keine näheren Angaben machen kann, als auch seitens der Autoren keine Bemerkungen vorliegen.

Allerdings wurden Drüsen in den meisten Flügeldecken, wie wir im Vorigen bereits angedeutet fanden, nachgewiesen; aber ihre Funktion besteht durchaus nicht in der Bildung von Cuticulargebilden, sondern sie zeigen nach den Angaben HOFFBAUER's (1892) vielmehr folgendes Verhalten:

„Beim lebenden Tiere ist das Drüsensecret nach Austritt aus dem Sammelkanal flüssig, geruch- und farblos, verflüchtigt an der Luft sehr schnell und färbt blaues Lackmuspapier rot. Bei der Konser-

1) Beim Autor nicht gesperrt.

vierung und späteren Behandlung mit Alkohol koaguliert es im Drüseninnern und färbt sich dunkel wie die Zellkerne.“

Hieraus dürfen wir bereits entnehmen, daß die Angabe eines Forschers, der sich speziell mit den Drüsen der Flügeldecken eingehend beschäftigen konnte, eine Deutung im SCHULZE'schen Sinne in keiner Weise zuläßt. Auch können wir nicht etwa annehmen, daß HOFFBAUER diese postulierten Drüsen etwa übersehen hätte; denn hiergegen spricht schon allein seine an einem umfangreichen Material auf diesem Gebiete erworbene Erfahrung. Unter diesen Voraussetzungen wird es uns deshalb in keiner Weise überraschen, wenn wir im histologischen Bilde einer *Cicindela*-Flügeldecke (Fig. 14) vergeblich nach den von SCHULZE mit dieser wichtigen und gewiß interessanten Funktion betrauten Drüsen fahnden müssen.

Sollte jedoch SCHULZE fernerhin geneigt sein, etwa eine verschiedene Löslichkeit in Kalilauge bezüglich seiner Lackschicht oder seines Secretreliefs irgendwie differentialdiagnostisch verwerten zu wollen, so vermissen wir hierfür jeden näheren Anhaltspunkt. Für die Unhaltbarkeit einer solchen Angabe würde allein schon der Mangel ihrer Begründung sprechen; denn weder die Dicke der betreffenden Flügeldecken, noch die Konzentration der Kalilauge, noch auch die Dauer ihrer Einwirkung ist in seiner Arbeit irgendwie vorgesehen.

Meine eigenen Untersuchungen zeigten dann auch in überraschender Weise, daß auch das Secretrelief des dritten SCHULZE'schen Typus keine Auflösung durch Kalilauge erleidet. Wie im vorigen Falle, so ist es auch hier lediglich das Pigment der Cuticula, welches durch das genannte Reagens aufgenommen wird.

Wir haben zu Anfang dieses Kapitels gesehen, daß es sich bei den zum Typus III gehörigen Käfern um Tiere mit besonders ausgeprägter und für die Systematik wichtiger Oberflächenskulptur handeln soll. Wir wissen aber bereits sowohl von HOFFBAUER als auch von BIEDERMANN, daß die äußere, pigmentierte, von den Epidermzellen gebildete Flügeldeckenlage, also die Lackschicht SCHULZE's, „Trägerin der äußerst mannigfaltigen Skulpturen“ ist und daß diese mit „Skulpturierungen und Streifungen, Haar- und Stachelbildungen mannigfachster Art und Größe“ gezielte Cuticularschicht als die ontogenetisch älteste angesprochen werden muß. Hiermit fällt also auch der letzte Anhaltspunkt, der etwa noch eine Abtrennung des dritten Typus schwach hätte befürworten können, so

daß wir also notwendig Lackschicht und Secretrelief als ein und dasselbe Gebilde anzusehen genötigt sind.

Wie wir im Folgenden erfahren werden, kommt aber auch der unteren Lamelle eine Pigmentschicht zu (Fig. 14, 20 u. a.). Wollte man hier auch noch weiterhin SCHULZE folgen, so müßte man einer *Cicindela*-Flügeldecke in der oberen Platte ein Secretrelief und in der unteren — da ja doch hier keine Drüsenausführgänge existieren — eine Lackschicht zusprechen, ein Zeichen, bis zu welchen Konsequenzen derlei wissenschaftliche Untersuchungen führen.

Wir können deshalb nunmehr zusammenfassend zu folgendem Schlusse kommen. Es hat sich gezeigt, daß die SCHULZE'sche Aufstellung von drei bezüglich ihres Flügeldeckenskelets differenten Typen sich in keiner Weise durchführen läßt. Allen hinsichtlich der Architektur ihrer Elytren beobachteten Coleopteren scheint vielmehr ein und derselbe Bauplan, auf den wir nunmehr etwas näher einzugehen gedenken, zugrunde zu liegen.

d) Das Flügeldeckenskelet der Coleopteren.

Bei der Diskutierung der SCHULZE'schen Flügeldeckentypen hatten wir unsere Aufmerksamkeit bisher hauptsächlich nur auf zwei Lagen, die Lackschicht und das Secretrelief, richten können. Nunmehr halte ich es aber auch für angebracht, auf allen drei Gruppen zugesprochene Einzelheiten etwas näher einzugehen, um uns sodann einer Gesamtbetrachtung des Cuticularskelets mehr und mehr zuwenden zu können.

Hier fordert zunächst die letzte, allen drei Typen zukommende Lage, die sogenannte Dornenschicht, eine etwas eingehendere Würdigung.

Unter dieser, sich unmittelbar an die Schichten der oberen Cuticularplatte im SCHULZE'schen Schema anschließenden Lage wird die Gesamtheit der unteren Flügeldeckenlamelle verstanden. Es kann aber kaum einem Zweifel unterliegen, daß untere und obere Platte, die deutlich durch den Hohlraum in den Elytren voneinander getrennt erscheinen, auch in der schematischen Aufstellung des Flügeldeckenskelets wohl voneinander zu unterscheiden sind. So fühlte sich auch neuerdings BIEDERMANN (1914), wie es scheint, um Irrtümern zu begegnen, bereits dazu veranlaßt, bei der Aufzählung der SCHULZE'schen Typen diese kurz dahin zu modifizieren.

Aber noch gewichtigere Gründe machen eine völlig getrennte Behandlung dieser beiden Lamellen notwendig.

Untere und obere Platte stellen nämlich ontogenetisch die Umgrenzung der Hautfalte dar, aus der sich allmählich die spätere Flügeldecke heraus differenziert; beide sind also als zwei durchaus homologe, selbständige Bildungen aufzufassen und deshalb voneinander zu trennen. Im Laufe des weiteren Wachstums treten dann an beiden Lamellen divergente Entwicklungstendenzen mehr und mehr hervor, indem die obere stärker in die Dicke wächst und von Drüsenausführgängen durchsetzt erscheint, während die untere Platte diese Durchbohrungen vermissen läßt und in ihrem Wachstum vor der oberen deutlich zurücksteht. Die Matrixschicht der unteren Lamelle zeigt gleichfalls kurz nach dem Schlüpfen des Käfers ein anderes Verhalten, indem ihre Zellen gegenüber dem Epithel der oberen Platte zu einer stärkeren Ausbreitung neigen, um sich sodann unter reichlicher Vacuolenbildung in Fettkörpergewebe umzuwandeln. Ein solches Verhalten findet sich in Fig. 1 deutlich ausgeprägt.

Vor allem aber zeigt die untere Lamelle gegenüber der oberen auch in anatomischer Beziehung einen vollkommen gleichwertigen und deshalb selbständigen Bau. Sie stellt nämlich keineswegs, wie dies bisher wohl angenommen wurde, eine einzige, in allen Teilen sich gleich verhaltende Schicht dar, sondern setzt sich nach meinen hauptsächlich an Flachschnitten gewonnenen Untersuchungen in ähnlicher Weise wie die obere Lamelle aus zwei deutlich getrennten Lagen, nämlich aus einer dünneren Pigmentschicht und einer mächtigeren inneren Hauptlage, zusammen. Es bedarf hierbei kaum eines Hinweises, daß diese beiden Schichten nicht die Mächtigkeit der entsprechenden Bildungen der oberen Lamelle erreichen können; denn hiergegen spricht schon die geringere Entfaltung der unteren Platte selbst. Das Verhältnis dieser einander entsprechenden Schichten läßt sich am besten aus den beigefügten Zeichnungen (Fig. 21 u. 22) herauslesen, in denen auch ihre Struktur genauer berücksichtigt werden konnte. Die pigmentierten Schichten zeichnen sich besonders dadurch aus, daß sie an ihrer Außenfläche zu Skulpturenbildungen neigen. Dieses Verhalten gibt sich speziell bei der unteren Lamelle dadurch kund, daß an der dortigen Pigmentschicht Stacheln und Schuppen in allen möglichen Variationen nachzuweisen sind. In der Färbung neigt die Pigmentschicht der unteren Platte, wie ebenfalls aus den beigefügten Zeichnungen ersichtlich, in der Regel zu helleren Tönen, offenbar aus dem Grunde, weil sie nicht direkt

wie die korrespondierende Schicht der oberen Lamelle vom Licht beeinflußt zu werden pflegt.

Es erübrigt sich wohl noch darauf hinzuweisen, daß die korrespondierenden Schichten der oberen und unteren Cuticula an dem Randsaum, der Naht und in den Säulen, ventrad sich mehr und mehr verjüngend, allmählich ineinander übergreifen. Die Säulen zeigen somit auf dem Querschnitte einen zentralen, pigmentierten, festeren Kern, der von der biegsameren Hauptlage rings umschlossen wird. Dieses Verhalten erinnert im Pflanzenreich in seinen mechanischen Eigenschaften, in der Lagerung, im Alter und in der Färbung an die Beziehungen des Splints zu dem Kernholze der Bäume.

Aus allen diesen Beobachtungen dürfen wir nunmehr entnehmen, daß die ontogenetisch begründete Tatsache, nach welcher die Elytren der Coleopteren eine enge, von verschiedenen Geweben durchsetzte Hautfalte repräsentieren, sich also auch noch anatomisch an der vollkommen entwickelten Flügeldecke durchaus bestätigen läßt. Untere und obere Lamelle stellen also nicht zwei eigenartig ausgebildete Cuticulaergebilde dar, sondern sie ordnen sich vielmehr dem allgemeinen Bauplan der übrigen Körperbedeckung vollkommen unter.

Somit haben wir für die Architektur des Käferpanzers einschließlich der Umgrenzung der Flügeldecken ein durchaus einheitliches Bild gewonnen. Stets lassen sich hier beim voll entwickelten Tiere zwei deutlich getrennte Hauptlagen unterscheiden, nämlich eine äußere, die Trägerin des Cuticularpigments und der mannigfaltigen Skulpturen, und eine durch ihre Mächtigkeit ausgezeichnete, ungefärbte innere. Beide Lagen wurden von den verschiedensten Autoren richtig erkannt und beschrieben. Eine der unangenehmsten Erscheinungen ist aber gerade hier das Überhandnehmen der Synonyme, wodurch sich die einfachen Tatsachen unnötigerweise komplizieren. Meines Erachtens erscheint die Bezeichnung Pigmentschicht für die äußere pigmentierte Lage noch am zutreffendsten, ein Terminus, welchen ich auch bereits im Vorigen gelegentlich zur Anwendung brachte. Durch diesen nichts präjudizierenden Namen ist nämlich nicht nur diese Lage treffend charakterisiert, sondern sie scheint sich vielmehr auch mit der gleichnamigen, von BÜTSCHLI (1898) bei den Krustern vorgefundenen Cuticularschicht zu decken. Denn auch hier — man beachte die Abbildung SCHNEIDER'S (1908) — wird die zweitstärkste, pigmentierte Lage als Pigmentlage bezeichnet. Ebenfalls können wir die von demselben Autor angeführte Hauptlage für die innere

mächtigste Cuticularschicht auch für die Coleopteren nur gut heißen.

Beim näheren Studium dieser beiden Lagen finden wir zunächst, daß die Pigmentschicht nicht etwa als ein Drüsensecret, sondern vielmehr als das erste Produkt der chitinogenen Zellen anzusprechen ist. Ihre Färbung ist sowohl in den dunklen als auch den helleren Partien zunächst kaum ausgebildet, tritt jedoch bei zunehmendem Alter immer intensiver in Erscheinung. Wie schon hervorgehoben, werden die Farben der Pigmentschicht durch Kalilauge ausgezogen, so daß nach genügender Einwirkung die Cuticulargebilde vollkommen farblos erscheinen, das Solvens aber eine gelbe bis dunkelbraune Färbung angenommen hat. Die in der Pigmentschicht abgelagerten Farbstoffe zeigen zumeist gelbe, rotgelbe, braune und schwarze Töne, von denen gelegentlich auch zwei in sich überlagernden Schichten zum Vorschein kommen können. So zeigt die äußerste Schicht der Pigmentlage von *Calosoma sycophanta* eine schwarze Färbung, während die darunterliegende, unmittelbar sich an die vorige anschließende rein gelb erscheint. Bezüglich der Oberflächenskulptur der Pigmentlage hatte ich bereits darauf hingewiesen, daß sie sich aus kleinen hexagonalen Feldchen zusammensetzt, welche in ihrer Gesamtheit genau das Cliché ihrer Matrixzellen zur Anschauung bringen. Dieses Verhalten läßt sich besonders günstig an Decken mit glatter Oberfläche nachweisen. Zumeist wird jedoch das ursprüngliche Bild durch das Auftreten von Skulpturenbildungen mannigfachster Art verwischt.

Die mächtigste Lage des Cuticularskelets der Coleopteren stellt die innere, ungefärbte, eosinophile Hauptlage dar, welche, wie die beigegefügtten Zeichnungen lehren, aus übereinandergelagerten Faserzügen aufgebaut erscheint. Nach meinem Dafürhalten liegt der Wechsel in der Struktur der beiden Lagen in der fortschreitenden Differenzierung ihrer Matrixzellen begründet.

Bezüglich der Mächtigkeit der einzelnen Lagen des Cuticularskelets der Flügeldecken der Coleopteren hatte ich bereits in meine vorige Arbeit einige Angaben einflechten können. Es mag aber hier nicht unerwähnt gelassen werden, daß die Dicke der einzelnen Lagen naturgemäß bei den verschiedenen Käferfamilien bedeutenden Schwankungen unterliegt. Messungen an *Calosoma sycophanta* ergaben beispielsweise folgende Größenverhältnisse:

Obere Lamelle	46 μ ,
Zwischenraum	71 μ ,
Untere Lamelle	8 μ ,
Dicke der gesamten Flügeldecke	<hr/> 125 μ ,

Zieht man hierzu die an *Harmonia quadripunctata* gewonnenen Resultate, welche eine Flügeldeckendicke von 40—60 μ ergeben hatten, in Betracht, so genügt bereits der eine vorher angegebene Fall, um sich ein ungefähres Bild von der zuweilen oft enormen Ausbildung der in Rede stehenden Cuticlargebilde zu verschaffen. Daß aber auch im Gegensatze hierzu das Skelet der Elytren bei gewissen Coleopteren oft pergamentartig dünn sein kann, davon geben *Galeruca* und *Galerucella* treffende Belege.

Da obere und untere Lamelle im Randsaum und in der Naht ineinander übergreifen, so findet hier ein ganz allmählicher Übergang von der mächtigeren oberen Platte in die viel dünnere untere statt, so daß in der Umgebung dieser beiden Stellen die untere Cuticula zumeist noch die Mächtigkeit der oberen aufweist. Diese Tatsache wurde auch bereits durch HOFFBAUER richtig erkannt.

Es erübrigt sich noch, hier kurz auf die SCHULZE'sche Grenzlamelle mit einigen Worten einzugehen, worunter ein sich in die Drüsenausführgänge fortsetzendes Secret der Flügeldeckendrüsen verstanden wird, welches im übrigen in ganz dünner Schicht die obere Lamelle überzieht. Nach den Angaben HOFFBAUER's koaguliert das Secret dieser Organe bei der Konservierung und nimmt die Farbstoffe der Kernfärbemittel an, Angaben, welche ich vollauf bestätigen kann. Besonders deutlich ausgeprägt fand ich dieses Secret bei *Pyrrhocroa coccinea*, wenn man deren Flügeldeckenschnitte mit Hämatoxylin färbte. Offenbar gelangt es hier zwischen den zahlreichen Haaren der Oberseite zur Verklebung, so daß es hier zu stärkeren Anhäufungen dieser Flüssigkeit kommen kann. Es zeigt sich nämlich nach dem Färbeprozess auf der oberen Lamelle und zwischen den Haaren eine sehr stark mit Hämatoxylin gefärbte Masse. Doch ist dieses Verhalten nicht durchweg so, es können nämlich auch die Drüsen nach den Angaben HOFFBAUER's bei verschiedenen Käfern fehlen. Ebenfalls gelangen an gewissen Cuticlargebilden, z.B. der unteren Lamelle, nie drüsige Organe zur Ausbildung. Hieraus folgt, daß wir ihre Ausscheidungen auch wohl nie als typische Cuticlargebilde auffassen können. Daß durch die Flügeldeckendrüsen auch verschiedene Substanzen zur Ausscheidung ge-

langen, zeigen die Wachsausscheidungen bei *Eriosoma alni*, *Lixus* und *Goliath*.

Wir müssen deshalb beim Cuticularskelet der Coleopteren an den beiden deutlich zueinander ausgeprägten Lagen, der äußeren Pigmentschicht und der inneren Hauptlage, festhalten um so mehr, als auch andere Autoren, TOWER (1903), BERLESE (1909), zu demselben Resultate gelangen konnten.

Wenden wir nunmehr diese unsere Befunde auf die Flügeldecke in ihrer Gesamtheit an, so finden wir, daß sie sich aus zwei zueinander inversen Cuticularplatten zusammensetzt, welche am Randsaume und in der Naht ineinander übergehen und durch säulenartige Commissuren unter Beibehaltung eines bestimmten Zwischenraumes miteinander vernietet sind.

Hieraus ergibt sich für den Aufbau des gesamten Flügeldeckenskelets folgendes Schema:

- | | | |
|-----------------------|---|-------------------------------------|
| I. Obere Lamelle | { | a) Pigmentschicht,
b) Hauptlage. |
| Intermediäres Gewebe. | | |
| II. Untere Lamelle | { | a) Hauptlage,
b) Pigmentschicht. |

Dieser in der Entwicklungsgeschichte der Flügeldecken begründete Bauplan erscheint, soweit meine bisherigen Untersuchungen reichen, bei sämtlichen Coleopteren in durchaus einheitlicher Form durchgeführt, weshalb ich hier nochmals die SCHULZE'sche Aufstellung dreier verschiedener Typen zurückweisen muß.

Auch die Kritik dieser zweiten Schrift hat gezeigt, daß die Angaben des vorher genannten Autors über eine Ergänzung und Berichtigung der Fachgenossen sich in keiner Weise rechtfertigen. Es verbleibt uns jetzt noch, abgesehen von den durch den Autor selbst in der Deutsch. entomol. Z., 1915, p. 247 ff. angegebenen Berichtigungen die dritte und letzte SCHULZE'sche Veröffentlichung eingehend zu durchforschen, welche als Beantwortung meiner vorigen Arbeit unsere Aufmerksamkeit in erhöhtem Maße verdient.

3. Kritik und Bemerkungen zu SCHULZE's „Studien über tierische Körper der Carotin-Xanthophyllgruppe. II.“

a) Einleitung.

Als ich Mitte März 1914 das Manuskript meiner Arbeit, die ich als Dissertationsschrift einzureichen im Begriffe stand, einem

herkömmlichen Brauche folgend, dem zweiten Assistenten des Zoologischen Instituts Berlin, P. SCHULZE, zur Durchsicht vorlegte, mußte ich mich notgedrungen einer äußerst strengen Zensur unterziehen, die so recht von dem Oppositionsgeist, gegen welchen ich bei der Veröffentlichung dieser Schrift anzukämpfen hatte, offen Zeugnis ablegt. Abgesehen von einer Reihe trivialer Randglossen, mit welchen er mein Manuskript zu verunzieren wußte, wurde ich nebenher von SCHULZE mit Bemerkungen rein persönlichen Inhalts bedacht, die meines Erachtens nur die Inferiorität seiner Lage befürworten konnten, da er lediglich aus Mangel einer wissenschaftlichen Begründung auf ein Gebiet übergriff, auf welchem weniger mit wissenschaftlichen Gründen als vielmehr mit Gebässigkeiten operiert zu werden pflegt. Näher besonders auf die persönlichen Invektiven einzugehen, erachte ich nicht nur unter meiner Würde, sondern auch im Rahmen dieser Untersuchung als für nicht geboten; sachlich glaube ich jedoch in allen Punkten im Folgenden Rede stehen zu können.

Die Veranlassung zu einem solch kennzeichnenden und zweifellos etwas zu weitgehenden Verhalten glaubte SCHULZE darin zu finden, daß ich damals im Einklang mit meinen Untersuchungen auch bereits für die Chrysomeliden meinen Resultaten Geltung zu verschaffen mich befähigt fühlte. Ich hatte nämlich neben meinen ausgedehnten Studien an Coccinelliden auch die Chrysomeliden insoweit mit herangezogen, daß ich auch diesen gegenüber mit ruhigem Gewissen vor der Wissenschaft volle Verantwortung übernehmen konnte. Daß ich mich damals aber SCHULZE gegenüber gewiß nicht einer etwas weitgehenden Analogisierung unterfangen habe, das bestätigt nicht nur, sondern unterstreicht auch immerfort der Verlauf der vorliegenden Untersuchung.

Ehe ich mich damals aber weiteren unliebsamen und zeitraubenden Auseinandersetzungen unterzogen hätte, hielt ich es doch für ratsam, die Chrysomeliden als gesonderte Familie meinen Befunden bei den Coccinelliden vorläufig gegenüberzustellen, um mich sodann in einer neuen speziellen Untersuchung um so eingehender mit ihnen befassen zu können.

Auf die ersten heftigen Ausfälle konnte dann auch SCHULZE, zumal er sich an der Durchmusterung meiner Präparate wie auch an meinem offensichtlichen Entgegenkommen einigermaßen erholt zu haben schien, in etwas gemäßigtere Bahnen einlenken.

Er kam deshalb der Streitfrage selbst näher und versuchte in

einem Diktate, um dessen Einschaltung in meine Arbeit er mich sodann anging, noch einmal seine Befunde gegenüber den meinigen bei den Coccinelliden aufs genaueste zu präzisieren, um auf diese Weise offenbar den Schein zu retten, daß es sich bei den Chrysomeliden doch wohl um andere Verhältnisse handeln könne. Sein Schlußsatz gipfelte zu meinem damals nicht geringen Erstaunen in der Behauptung, daß er infolge gewisser Unterschiede gegenüber dem abdominalen Fettkörper dem in den Flügeldecken bei den Chrysomeliden auftretenden Fettgewebe „provisorisch“ den besonderen Namen „Carotingewebe“ zugesprochen hätte. Seine ganze Arbeit spricht jedoch hiergegen! Aus keiner Stelle läßt sich ein diesbezüglicher Vermerk auch nur herausinterpretieren. Ich sah mich deshalb genötigt, ihm die Aufnahme dieses ohne Autorenangabe abgefaßten Diktats abzuschlagen, zumal dadurch sogar die Selbständigkeit meiner Dissertationsschrift, worüber sich SCHULZE in seiner Eigenschaft als Assistent doch klar geworden sein sollte, möglicherweise in Frage gestellt werden konnte.

Kurz nach der Publikation meiner Arbeit hielt es SCHULZE trotz alledem noch für angezeigt, in einem Referate, dessen Titel ich bereits in der Überschrift dieses Kapitels angeben konnte, nicht nur mir gegenüber seine Resultate bei den Chrysomeliden wiederum aufs strikteste zu betonen, sondern mich sogar durch Beanstandung meiner bei den Coccinelliden erzielten Ergebnisse zu einer neuerlichen Beantwortung gewissermaßen herauszufordern.

Ich fühle mich deshalb nunmehr auch zur Klärung der in dieser letzteren Veröffentlichung vorgebrachten Befunde veranlaßt, welche, wie wir alsbald einsehen werden, seit ihrem ersten Erscheinen bereits eine merkwürdige Umwertung erfahren konnten.

b) SCHULZE's „Carotingewebe“ eine vorläufige Bezeichnung!

Zunächst interessieren uns hier die Angaben, welche SCHULZE nach dem Erscheinen meiner Arbeit nunmehr über seine Entdeckung macht:

„Ich hatte für die besprochene Bildung den Namen Carotingewebe — wobei Carotin im weiteren Sinne zu fassen ist — eingeführt: einerseits um es vom Fettkörper zu unterscheiden, andererseits um durch den Namen anzudeuten, dass ein Carotinoid in ihm eine wesentliche Rolle spielt. Die Bezeichnung ist aber nur als vorläufige aufzufassen, bis wir Genaueres über den Farbstoff von

chemischer Seite erfahren — er scheint übrigens dem Xanthophyll näher zu stehen als dem Carotin — oder aber Sicheres über seine physiologische Bedeutung wissen, um nach dem einen oder anderen eine definitive Benennung zu geben.“

Diese gedrängten Auseinandersetzungen zeigen bereits die früheren SCHULZE'schen Resultate in einem ganz anderen Lichte. Die Entdeckung des „Carotingewebes“ ist nicht nur zu einer vorläufigen Bezeichnung herabgesunken, sondern es muß sogar vom Autor bereits jetzt in Zweifel gezogen werden, ob dieser schwankende Begriff von vornherein richtig gewählt worden ist.

Hieraus ersehen wir bereits, wie sich inzwischen ein Irrtum in unliebsamer Weise bemerkbar gemacht hat. Hatte SCHULZE auf Grund der von ZOPF (1892) angegebenen, zum Nachweis von Lipochromen dienenden Farbenreaktionen in seiner ersten Schrift für das Zustandekommen von Flügeldeckenfarben ohne weitere chemische Nachprüfung bereits einem bestimmten Vertreter dieser großen Gruppe von tierischen und pflanzlichen Farbstoffen, nämlich dem Carotin, volle Geltung zu verschaffen gesucht — anders lassen sich nämlich schwerlich allein schon die Bezeichnungen „Carotingewebe“, „Carotinocyten“ und „Carotinzellen“ erklären —, so sieht er sich nunmehr dazu veranlaßt, seine Anschauung in der Weise zu revidieren, daß er neben dem Carotin auch das Xanthophyll für seine Untersuchungen verwertet. Hierbei kommt es ihm aber neuerdings nicht so sehr auf die genaue chemische Definition dieser Farbstoffe, über die er nichts Positives aussagen kann, an, sondern er scheint hierdurch seinen Angaben einen allgemeineren Charakter sichern zu wollen. Die sogenannte Carotin-Xanthophyll-Gruppe kann nämlich nur als eine verschleierte Bezeichnung für die Lipochrome angesehen werden, so daß wir in der Annahme nicht fehlgehen, daß die SCHULZE'schen Termini „Carotingewebe“ und „Carotinzellen“ nicht etwa dahin interpretiert sein wollen, daß in ihnen, wie doch der Name sagt, ein Carotin die Hauptrolle spielt, sondern nach neuer Lesart unter ihnen nur Zellen oder Gewebekomplexe mit noch nicht näher definierten Lipochromen verstanden werden sollen. Wenn SCHULZE vorhin ernstlich angibt, daß er mit dem Namen Carotingewebe hätte andeuten wollen, daß in ihm ein Carotinoid eine wesentliche Rolle spielt, so ist dieser Angabe entgegenzuhalten, daß ein Carotin, auch wenn es im weitesten Sinne aufgefaßt werden

soll, noch lange kein Carotinoid, d. h. ein Lipochrom, bedeutet. Es verlohnt sich hier wohl, auf die Definition dieser verschiedenen Begriffe etwas näher einzugehen. „Als Carotin darf ein Farbstoff bezeichnet werden, nur wenn er in allen Merkmalen mit dem bekannten Kohlenwasserstoffe der Möhre übereinstimmt“ (TSWETT, 1911). Will man dagegen Carotin als Gattungsnamen fassen, so sind darunter nur kohlenwasserstoffhaltige Farbstoffe zu verstehen. Schließlich entsprechen die Carotinoide den verschiedenen Gliedern der alten Lipochromreihe. Wie schwierig also immerhin auch die Exegese sein mag, SCHULZE trägt trotzdem kein Bedenken, wenn ich mich einmal so ausdrücken darf, aus seinen „Carotinzellen“ echte Lipochromzellen zu formulieren. Sollte es für uns auch unmöglich sein, solchen Gedankengängen ohne weiteres zu folgen, so dürfen wir trotzdem mit ihm um so dringender erhoffen, daß ihm alsbald die Chemie in dieser prekären Lage als ein deus ex machina erscheint, auf daß er, auf ihre Angaben gestützt, alsbald zu einer endgültigen Bezeichnung seines neuentdeckten Gewebes schreiten kann.

Bei den SCHULZE'schen Untersuchungen kommt es jedoch letzten Endes, wie bereits früher betont, weniger auf die irrtümliche, übereilte Aufstellung irgendeines Terminus an, sondern es handelt sich hier um die anatomischen, entwicklungsgeschichtlichen und funktionellen Verschiedenheiten eines bestimmten Gewebekomplexes, alles Angaben, denen SCHULZE mit der Bezeichnung „Carotingewebe“ einen einheitlichen Ausdruck, den Charakter und die Prärogative einer Entdeckung, verleihen will. Unter diesen Gesichtspunkten läßt sich nur die Emphase von der Entdeckung seines „Carotingewebes“, eine a limine auf mehrere Veröffentlichungen vorgesehene, auf weite Gebiete ausholende Untersuchung, hieraus auch der bereits von neueren Autoren in gutem Glauben zitierte und ebenfalls als Entdeckung gewürdigte Terminus genügend rechtfertigen. Ist doch in der ganzen weitläufigen ersten wie auch zweiten SCHULZE'schen Schrift an keiner Stelle von einer provisorischen Benennung des „Carotingewebes“ auch nur eine Andeutung zu finden, sondern immer wieder wird dieser Ausdruck mit aller Bestimmtheit und ohne irgendwelche Einschränkung in Anwendung gebracht. Erst nach der Veröffentlichung meiner Arbeit trat SCHULZE bezeichnenderweise zuerst mit seiner provisorischen Bezeichnung an die Öffentlichkeit, vor der er noch vor kurzem

über die von ihm selbst inaugurierte Entdeckung seines „Carotinalgewebes“ referieren konnte.

Diese unvermittelte Umwertung seiner literarisch festgelegten Bezeichnung nebst dem Wechsel ihrer wissenschaftlichen Bedeutung zuungunsten des Verfassers mußten allein schon auf den Kreis seiner Leser befremdend einwirken, um so mehr, als SCHULZE, wie wir im Folgenden ersehen werden, sich nebenher veranlaßt fühlte, auch in räumlicher Beziehung sein „Carotinalgewebe“ stark zurücktreten zu lassen.

c) SCHULZE läßt den Fettkörper ebenfalls in den Elytren erscheinen.

Um zu einem annähernden Begriffe von dem Zurücktreten des SCHULZE'schen „Carotinalgewebes“ im Laufe seiner verschiedenen Untersuchungen gelangen zu können, wollen wir uns nunmehr die diesbezüglichen Angaben einmal kurz vor Augen führen. Auf p. 4 seiner ersten Veröffentlichung lesen wir:

„Auf dem Höhepunkt der Entwicklung ist der ganze Hohlraum zwischen den Deckenlamellen durch ein kontinuierliches ‚Carotinalgewebe‘ ausgefüllt¹⁾, das mit mächtigen, intensiv gelb gefärbten Fettmassen angefüllt ist, von einzelnen Zellen ist nun nichts mehr zu sehen (8./6.).“

In der zweiten Veröffentlichung wird dieser Standpunkt nochmals p. 167 in folgende Worte gekleidet:

„Zwischen der oberen und unteren Bedeckung der Elytre bleibt nun entweder ein Hohlraum bestehen, in dem dann z. B. bei den Chrysomeliden das von mir entdeckte Carotinalgewebe¹⁾ liegt oder aber der ganze Raum wird allmählich vollständig oder so gut wie vollständig durch sekundäres Chitin angefüllt, wie z. B. bei vielen Carabiden.“

Einige Seiten weiter finden wir dann wiederum folgende Angaben vermerkt:

„Die zwischen ihnen [den Säulen] gelegene Partie der Elytren kann als für Druckbelastung, die ja für die Decken hauptsächlich in Betracht kommt, indifferent, von der Chitinbildung verschont bleiben und der so gewonnene Raum für andere wichtige Funktionen, wie etwa die Carotinspeicherung, aufbewahrt bleiben.“

Diese Angaben geben zu erkennen, daß nach der ersteren Auf-

1) Beim Autor nicht gesperrt!

fassung SCHULZE's der Hohlraum der Flügeldecken bei den Chrysomeliden nur für die Carotinspeicherung in Frage kommt und infolgedessen auf dem Höhepunkte der Entwicklung von seinem „Carotingewebe“ vollständig und kontinuierlich ausgefüllt wird.

Nach dem Erscheinen meiner Arbeit, in der ich nachweisen konnte, daß bei den Coccinelliden und ebenfalls bei *Chrysomela polita* der Hohlraum der Flügeldecken keineswegs vom „Carotingewebe“, sondern von einem Teile des Fettkörpers durchzogen wird, glaubt nunmehr auch SCHULZE nicht nur im Widerspruche mit seinen vorigen Angaben, sondern auch im Gegensatze zu dem Inhalt seiner beiden ersten Arbeiten, in welchen er an keiner einzigen Stelle von dem Fettkörper berichtet, folgendes angeben zu müssen:

„Typischer Fettkörper findet sich ebenfalls in den Elytren, und zwar besonders an den Rändern derselben in einzelnen Strängen. Man kann so deutlich den Unterschied der nebeneinanderliegenden Gewebe feststellen.“

Erscheint es an sich schon höchst merkwürdig, daß diese Ansicht erst so spät auftauchen konnte, nachdem bereits zwei Arbeiten ohne jeden diesbezüglichen Vermerk erschienen waren, um so mehr muß es uns wundernehmen, daß es so weniger Worte bedarf, um in dem allein dem „Carotingewebe“ zugesprochenen Raume noch einen Unterschlupf für den Fettkörper ausfindig zu machen. Mag eine solche Zumutung immerhin mit den ersten Angaben des Autors in direktem Widerspruch stehen, so scheint auch hier der Variationsbereich der SCHULZE'schen Darlegungen kein Hindernis zu kennen: für den Fettkörper wird in dem vom „Carotingewebe“ kontinuierlich ausgefüllten Raume in den Rändern noch genügend Platz geschaffen!

Durch diese neue Angabe gerät aber der Autor nicht minder stark mit den von ihm angegebenen Färbungserscheinungen in offenen Widerspruch, da er seinem präjudizierten „Carotingewebe“ einzig und allein die Pigmentierung der Flügeldecken zuschreibt. Hiernach müßten sich die Stellen, in welchen der Fettkörper lagert, ja deutlich durch ihre Farblosigkeit verraten, was aber nicht nur gegen jede empirische Beobachtung, sondern auch gegen die SCHULZE'sche Angabe verstößt, wenn er von mächtigen intensiv gelbgefärbten Fettmassen spricht, von denen das den Flügeldeckenhohlraum ausfüllende „Carotingewebe“ angefüllt ist.

Dieser Widerspruch tritt noch um so deutlicher hervor, wenn

man die diesbezüglichen Angaben der Autoren hierbei zu Rate zieht. So stellte AUEL (1909) gerade bei dem hier in Frage kommenden *Melasoma vigintipunctatum* fest, daß das Rot der Flügeldecken am längsten im Randsaume erhalten bleibt. Soll nun für das Zustandekommen der Färbung das „Carotingewebe“ allein maßgebend sein, so müßte allem Anscheine nach gerade hier dieses Gewebe am stärksten zur Ausbildung gelangen, oder der von SCHULZE hierher verlegte Fettkörper muß an der Färbung der Flügeldecken entgegen seinen Angaben mit beteiligt sein.

Es würde sicherlich zu weit führen und sich wohl kaum der Mühe lohnen, wollte ich an dieser Stelle nochmals meine Untersuchungen über das Flügeldeckengewebe näher präzisieren. Nur das eine mag in diesem Zusammenhange nicht unerwähnt gelassen werden, daß diese letzte SCHULZE'sche Angabe, in welcher er von einer Koexistenz von „Carotingewebe“ und Fettkörper spricht, ebenso verfehlt ist wie die erste, in der er ebendenselben Flügeldeckenhohlraum allein für sein „Carotingewebe“ mit Beschlag belegt. Beides trifft nicht zu: keineswegs wird bei den Chrysomeliden der intermediäre Hohlraum in den Elytren von einem Gewebe *sui generis* durchsetzt oder ausgefüllt, sondern diese SCHULZE'schen Darlegungen stellen nichts weiter als eine vollkommene Verkenntung eines in das Flügeldeckenlumen vorspringenden allgemeinen Fettkörperkomplexes dar. Der neuerliche Befund, welcher eine höchst merkwürdige Verschiebung zugunsten des Fettkörpers involviert, ist meines Erachtens schon in rein wissenschaftlicher Hinsicht nicht genügend zu verurteilen, da er einzig und allein nur den SCHULZE'schen Rückzug zu decken scheint. Wird doch durch die Aufstellung von zwei verschiedenen, die Flügeldecken durchziehenden Gewebekomplexen geradezu einer unbegrenzten Willkür Tür und Tor geöffnet, die sich bereits kurz darauf in einer Durchmusterung des Flügeldeckengewebes ausläßt, um seinen Elementen das eine Mal den Namen „Carotinzellen“, das andere Mal aber die Bezeichnung Fettkörperzellen *ad libitum* zuzuschieben, soweit sich nun einmal bei demselben Gewebe hierfür taugliche, d. h. möglichst verwirrende Bilder, eben auftreiben lassen.

Diese jeder ernsthaften wissenschaftlichen Arbeit widerstrebende Untersuchungsmethode stützt sich ohne Zweifel allein auf das Bestreben, Verschiedenheiten im cytologischen Aufbau ein und desselben Gewebes aufzudecken, von dessen Unhaltbarkeit bereits eine Stichprobe jeden ernsten Beobachter vollkommen überzeugen würde. Es

muß deshalb hier mit aller Entschiedenheit darauf hingewiesen werden, daß SCHULZE uns den Unterschied dieser nebeneinanderlagernden Gewebe p. 401 sogar an zwei mit verschiedenen Methoden erzielten Präparaten vorzuführen sich unterfängt, ohne auf die differente Behandlungsweise im Texte irgendwie Rücksicht zu nehmen. Wie die Tafelerklärung angibt, stellt jedoch Phot. fig. 8 ein Totalpräparat dar, während Phot. fig. 9 einen Schnitt durch den abdominalen Fettkörper zur Anschauung bringt. Daß aber an solchen durch verschiedene Methodik erzielten Photogrammen sich auch anders geartete Bilder erreichen lassen, das bedarf nach dem Vorausgegangenen kaum eines näheren Hinweises, da ja die erstere Abbildung das Projektionsbild der Flügeldeckenzellen repräsentiert. Um so auffallender muß es deshalb wirken, wenn uns SCHULZE gerade bei diesen beiden Photogrammen auf die histologischen Verschiedenheiten zwischen „Carotingewebe“ und Fettkörper aufmerksam zu machen sucht.

Fernerhin darf die Tatsache hierbei nicht außer acht gelassen werden, daß sämtliche SCHULZE'schen Abbildungen durch enge Masken umgrenzt erscheinen, so daß uns hierdurch ein genügendes Übersichtsbild über den benachbarten Gewebsbezirk völlig versagt wird. Solche Übersichtsbilder sind aber gerade bei Flügeldeckenschnitten höchst erstrebenswert, da sie uns unverhüllt und unumwunden, ohne jede weitere Angabe sofort erkennen lassen, um welches Gewebe es sich hier handelt. Ich lege deshalb auch in diesem Zusammenhange Wert darauf, nochmals auf das von mir bei einer Flügeldecke gewonnene und auf photographischem Wege reproduzierte Schnittpräparat (Phot. Fig. 27) gesondert hinzuweisen und zu bemerken, daß es hierzu kaum weiterer Angaben bedarf, um sich über den Charakter des Fettkörpers und der Drüsen wie auch über ihre topographische Beziehung zueinander und zu den Cuticulargebilden volle Klarheit zu verschaffen. Es wäre sehr wünschenswert, wenn SCHULZE uns ebenfalls an ähnlich gearteten Bildern von Flügeldeckenschnitten einmal die Nebeneinanderlagerung von Fettkörper und „Carotingewebe“ und nicht auf verschiedene Bilder verteilte, spärliche Zellen zur Darstellung bringen könnte. Solche Photogramme dürften seinen Angaben gemäß doch nicht allzu schwierig aufzutreiben sein.

Wie weit sich aber SCHULZE weiterhin von der exakten Forschung auf der Suche nach morphologischen Verschiedenheiten zwischen „Carotingewebe“ und Fettkörper abgibt, darüber können

wir uns an folgender, den elementarsten Tatsachen glatt widersprechender Bemerkung genügende Gewißheit verschaffen:

„Endlich konnten im Carotingewebe in keinem Falle die für den Fettkörper auf gewissen Stadien so charakteristischen Albuminoidkügelchen nachgewiesen werden.“

Diese ohne Zweifel am grünen Tische, ohne jedes anatomische Substrat, aufgestellte Behauptung entbehrt jeder empirischen Grundlage. Gerade bei den Chrysomeliden treten diese Albuminoidkügelchen im Flügeldeckengewebe aufs deutlichste hervor und sind sogar, wie dies Fig. 23 veranschaulicht, bei dieser Familie besonders durch ihre Größe ausgezeichnet, so daß sie einem ernsten Beobachter schwerlich entgehen können. Sollen diese Elemente jedoch, wie SCHULZE meint, für den Fettkörper charakteristisch sein, dann wird schon allein mit ihrem Nachweis die Existenz des „Carotingewebes“ hinfällig; denn entsprechend dem physiologischen Zustande des allgemeinen Fettkörpers sind diese Gebilde auch im Flügeldeckengewebe durchweg und allenthalben zu finden.

d) Die „Carotinzellen“ Homologa der Önocyten?

Im Laufe dieser Untersuchung hatte ich bereits hinsichtlich des Charakters der SCHULZE'schen „Carotinzellen“ hervorheben können, daß sie im Abdomen mit den Önocyten der Autoren, in den Flügeldecken dagegen mit Hämocyten identifiziert werden müssen. Desgleichen hatte ich in meiner früheren Arbeit bereits zum Ausdruck gebracht, daß die von SCHULZE bei den Coccinelliden als „Carotinzellen“ bezeichneten Zellelemente des Fettkörpers die allbekannten Önocyten darstellen und daß sich das Flügeldeckengewebe nicht etwa aus diesen, sondern aus Blutzellen formiert.

Wenn der in Rede stehende Autor im Laufe seines hier besprochenen Referats sich zu der Aussage berechtigt fühlte, daß er für die Chrysomeliden seine Resultate vollkommen aufrecht erhält, so könnte man nach den vorhergehenden Darlegungen ebensogut einer gegensätzlichen Ansicht eine gewisse Berechtigung nicht absprechen. Auch hier läßt sich bei genauem Zusehen eine gewisse Verschiebung zu meinen Gunsten nicht so ganz von der Hand weisen.

Auch SCHULZE beginnt bereits eine Scheidung seiner „Carotinzellen“ in zwei Gruppen anzubahnen. So läßt er die Herkunft dieser Zellen nunmehr völlig unberücksichtigt und wendet sich allein den nach dem Schlüpfen des Käfers in den Flügeldecken auftauchenden Zellelementen zu. Erstere Gruppe, welche ich deutlich als Öno-

cyten ansprechen konnte, wird nunmehr auch von SCHULZE aller Voraussicht nach dieser Zellkategorie mit folgenden Worten um einen guten Schritt näher gerückt:

„Insbesondere will ich hier auf die Herkunft der das Carotinalgewebe aufbauenden Zellen nicht näher eingehen; dies soll nebst Anführung zahlreicher weiterer Einzelheiten in einer dritten abschließenden Arbeit geschehen, besonders auch unter dem Gesichtspunkte, ob es sich in ihnen um Homologa der Önocyten handeln könne.“

Die zweite Gruppe, nämlich die in den jungen Flügeldecken auftretenden, von mir als Blutzellen angesprochenen Elemente, nähert sich neuerdings nicht minder stark meinen Angaben, wenn wir p. 399 lesen, daß nach dem Schlüpfen des Käfers Zellen in die Flügeldecken eindringen, „welche die gewöhnlichen Leukocyten an Grösse um ein Vielfaches übertreffen“.

Daraufhin wendet sich SCHULZE einer näheren Betrachtung dieser letzten Zellengruppe zu, während er uns eine eingehende Behandlung der im Abdomen als „Carotinzellen“ angesprochenen Gebilde für die Folgezeit verspricht.

Wir sehen, daß diese in den Elytren auftretenden Zellformen „mit ganz winzigen kleinen Tröpfchen erfüllt“ sind und sich in ihnen „kleine Vakuolen“ nachweisen lassen. Daraufhin „gewinnen die Zellen ein blasiges Aussehen. Oft erscheint das Carotinalgewebe wie von Löchern durchstanzt, da sich zahlreiche grosse Vakuolen gebildet haben.“

Durch diese Befunde findet also nunmehr auch der von mir in meiner ersten Arbeit aufs eingehendste bei der Bildung des Flügeldeckengewebes beschriebene Vacuolisierungsprozeß seine nachträgliche Würdigung, da in der ersten SCHULZE'schen Veröffentlichung hierüber keine Angaben vorliegen.

Ein weit größeres Interesse verdient jedoch in diesem Zusammenhange zweifellos eine Gegenüberstellung dieser Bemerkungen mit der von SCHULZE in seiner ersten Arbeit angegebenen Charakteristik seiner „Carotinzellen“, in welcher gerade die Vakuolen als typische Elemente des Fettkörpers gegenüber den „Carotincyten“ hervorgehoben werden. Auf p. 5 erfahren wir hierüber folgendes:

„Neben den charakteristischen, im konservierten Zustande mit Vakuolen versehenen Zellen¹⁾ desselben [des Fettkörpers] mit ihren ziemlich kompakten¹⁾, meist oblongen, oft ein wenig

1) Beim Autor nicht gesperrt!

gelappten Kernen finden sich andere Zellen [die „Carotinzellen“] und zwar fast ausschließlich an der Peripherie des Fettkörpers, die abgerundet, schärfer umgrenzt und mit einem runden zentralen, ziemlich chromatinarmen Kern¹⁾ versehen sind. Das Chromatin liegt besonders am Rand desselben, nur ein oder mehrere grössere Bröckchen in seiner Mitte. Das ziemlich homogene Plasma¹⁾ dieser Zellen nimmt mit Säurefuchsin einen rötlichen Ton an.“

Das Flügeldeckengewebe erweist sich also nunmehr auch nach SCHULZE's eigenen Worten in der Ausbildung der Vacuolen mit dem abdominalen Fettkörper höchst gleichwertig, zumal nach seiner vollständigen Entwicklung diesem Zellenkomplexe in der ersten Arbeit im Vergleiche zum Corpus adiposum auch dann nur viel feinere und gleichmäßigere Plasmamaschen zugesprochen werden konnten. Höchst merkwürdig ist hierbei die Tatsache, daß SCHULZE den Zellen seines „Carotingewebes“ doch an einer anderen Stelle zahlreiche Vacuolen zuerkennen kann. Auch dieser am konservierten Material erhobene Befund hätte den Autor doch sehr leicht auf den Fettkörper hinzuweisen vermocht.

Zieht man zu alledem noch die Photogramme seiner letzten Arbeit mit in Betracht, dann sieht man, daß die äußerst chromatinhaltigen Kerne des Flügeldeckengewebes mehr für den Fettkörper als für das „Carotingewebe“ zu sprechen scheinen, zumal letzterem auch auf dem Höhepunkte der Entwicklung nur Kerne mit lockerem Chromatin, in denen sich oft ein oder mehrere größere plasmatische Kernkörper vorfinden, zuerkannt werden können.

Alle diese Angaben, welche so äußerst schwierig miteinander in Einklang zu bringen sind, zeugen am besten statt vieler Worte von der eigenen prekären Lage und von der Verwirrung, in die SCHULZE nicht nur sich selbst, sondern auch die Wissenschaft durch seine Entdeckung versetzt hat, so daß es an einzelnen Stellen für die Forschung fast unmöglich erscheint, sich einen sicheren Weg durch diese Wirrnisse zu bahnen.

e) „Zwischenkerne“, Tracheenendcapillaren“, „Außen-“ und „Innenkern“.

Das Bestreben, neue Anhaltspunkte für das verschiedene Verhalten von „Carotingewebe“ und Fettkörper zu gewinnen, führt SCHULZE alsbald zur Aufdeckung neuer, allem Anscheine nach

1) Beim Autor nicht gesperrt!

für das erstere Gewebe höchst charakteristischer Befunde, deren Besprechung wir deshalb einen etwas weiteren Raum gönnen dürfen.

Auf p. 400 geht der Autor zu folgender Beschreibung dieser neu aufgedeckten histologischen Elemente über:

Die das „Carotingewebe“ aufbauenden Zellen vermehren sich „lebhaft direkt oder indirekt“ und schließen sich aneinander an, wobei sie zwischen sich „kleinere Zellen, allem Anschein nach Leucocyten“, einschließen.

„Das Plasma der letzteren“, so fährt dann SCHULZE weiter fort „schwindet und ihre Kerne ziehen sich merkwürdig aus und treten zwischen den Carotinzellen in Verbindung (Phot. fig. 6), so daß jede derselben von diesem Kernnetz der ‚Zwischenkerne‘ mehr oder weniger umgeben ist.“

„Welche Bedeutung haben nun jene Zwischenkerne? Sie gehören zum Tracheensystem und liegen auf den spiralfaltenlosen hier meist ungewöhnlich kräftigen Endcapillaren desselben und umfassen diese. Vom Plasma der zugehörigen Zelle ist nichts mehr zu entdecken; es ist offenbar bei der Bildung der Capillaren zugrunde gegangen. Die Kerne selbst haben sich meist in einen Außen- und einen Innenkern gesondert, die sich beide durch ihr Chromatin unterscheiden. Der der Trachee unmittelbar aufliegende Innenkern besitzt viel gröberes Chromatin als der übrige Kern, der oft kaum in die Erscheinung tritt (vgl. bes. Phot. Fig. 14 bei Z). Verzweigt sich unter dem Kern die Trachee, so gibt die Form des Innenkernes den Verlauf derselben in seiner Form wieder; er ist daher häufig y-förmig gestaltet (Phot. Fig. 5 Z und 13 Z). Die feinsten Tracheenendigungen stellen also ein die Zellen allseitig umgebendes Capillarnetz dar, einzelne Aeste dringen aber auch in die Zellen ein und enden hier blind (Phot. Fig. 8 T). Bisweilen, aber selten treten sogenannte ‚Tracheenendzellen‘ auf, mit denen dann die Zwischenkerne in Verbindung treten. Die ‚Tracheenendzelle‘, in der die spiralfaltenlosen Röhren intracellulär verlaufen, ist (wenigstens hier) — wenn sie überhaupt vorhanden ist — nicht das letzte Element des Tracheensystems, wie man bisher annahm; dieses sind vielmehr die feinsten Röhren mit den aufliegenden Zwischenkernen, deren Zellen bei der Bildung der Kapillaren zugrunde gingen. Interessanterweise treten diese Kerne auch öfters mit den Kernen der Carotinzellen in Verbindung (Phot. Fig. 15). offenbar liegt unter ihnen dann ebenfalls eine Tracheencapillare,

die man in günstigen Fällen auch in den Kern eintreten sehen kann (Phot. Fig. 10 bei T).“

Um alle diese Angaben einer eingehenden Prüfung unterziehen zu können, bediente ich mich einer Methode, welche es mir am ehesten ermöglichte, auch den geringsten Zweifel bei meinen Beobachtungen auszuschließen.

Die zu einem solchen Studium mir am geeignetsten erscheinenden Stadien, nämlich diejenigen, deren Totalpräparate genau die von SCHULZE wiedergegebenen Bilder zeigten, wurden hierbei als besonders in Betracht kommend verarbeitet. Um jeder einseitigen Beobachtungsweise von vornherein die Spitze bieten zu können, wurde die Ausbeutung des Materials noch wesentlich gesteigert. Die eine Hälfte der ersten Flügeldecke gab ein Photogramm des lebenden Gewebes ab, während die andere fixiert und zu einem Schnittpräparat verwertet wurde. Die ganze zweite Decke wurde ebenfalls konserviert, aber zu einem Hämatoxylin-Totalpräparat verarbeitet. Hierbei ist aber wohl zu bemerken, daß ich mein ganzes Streben darauf richtete, mir nach Möglichkeit ebensolche Bilder zu verschaffen, wie sie die SCHULZE'schen Photogramme darbieten. Hatte ich dies, so gut es eben ging, erreicht, so ging ich in der Weise weiter vor, daß ich diese Flügeldecke nunmehr halbierte und ihre eine Hälfte ebenfalls zu einem Schnittpräparate verwandte. Nachträgliche Färbung oder Differenzierung wurde vollkommen vermieden, da es mir ja um einen möglichst genauen Einblick in das gefärbte Hämatoxylin-Totalpräparat zu tun war, welches zur genauen Kontrolle stets bereit lag. Auf der anderen Seite, nämlich bei der ersten Flügeldecke, wurden die beiden Bilder, welche die lebende Elytre und die Schnittmethode ergeben hatten, ebenfalls zueinander in Beziehung gesetzt. Auf eine solche Weise konnte ich mit vierfacher Sicherheit arbeiten und mich deshalb mit den von SCHULZE vorhin angegebenen Elementen aufs eingehendste befassen.

Es wird bei der Betrachtung der SCHULZE'schen Photogramme kaum einem Zweifel unterliegen können, daß die Aufdeckung von histologischen Feinheiten seines vorläufigen „Carotingewebes“ im wesentlichen an das Studium von gefärbten Totalpräparaten geknüpft erscheint. Wohlgemerkt müssen wir hierbei von Photogramm fig. 10 absehen; denn zur Besprechung eines solchen aus den Flügeldecken gewonnenen „Schnitt“präparats ohne jede Schnitt-

struktur (man vgl. SCHULZE's Abbildung 9) reicht meine bisherige Erfahrung nicht aus. Diese Ausnahme mag aber immerhin die Regel bestätigen.

Ich hatte bereits in einem der vorhergehenden Kapitel darauf hinweisen können, daß wir durch die photographische Aufnahme von Flügeldecken-Totalpräparaten nur die Projektionsbilder des intermediären Gewebes zur Darstellung bringen können. Hatte SCHULZE sich bei den lebenden Decken durch Verkenennung des in eine Ebene projizierten Gewebskomplexes zur irrümlichen Aufstellung seines „Carotingewebes“ verleiten lassen, so gibt hier die fälschliche Interpretation von gefärbten Totalpräparaten zu den absonderlichsten Befunden Veranlassung. Wir müssen hierbei die verwandte Methode etwas näher berücksichtigen. Ehe die Kerne des Flügeldeckengewebes das Hämatoxylin aufgenommen haben, ist eine tagelange Durchtränkung mit diesen Farbstoffen notwendig. Bei diesem Prozesse werden aber nicht allein die Kerne des hier in Betracht kommenden Fettkörpers, sondern auch alle chromatinhaltigen Bestandteile sämtlicher im Flügeldeckenhohlraum befindlicher Gewebe, vor allem die Drüsen und Epithelien, stark überfärbt. Ja, wie die Schnittpräparate aufs deutlichste zeigten, ist gerade bei den von SCHULZE wiedergegebenen Projektionsbildern die Farbstoffimprägnierung bereits so weit vorgeschritten, daß sogar das Zellplasma deutlich gefärbt erscheint. Zieht man hierzu noch in Betracht, daß wir es so wie so mit blutreichen Organen zu tun haben, in welchen schon von vornherein starke Niederschläge zu befürchten sind, so kann es wahrhaftig keinem Zweifel mehr unterliegen, daß wir beim Studium solcher Präparate äußerst vorsichtig zu Werke gehen müssen.

Betrachten wir die SCHULZE'schen Photogramme etwas näher, so bemerken wir, daß die einzelnen zur Darstellung gelangten Zellen sich noch nicht vollständig zu einem Syncytium vereinigt haben, also zwischen den einzelnen Elementen noch größere und kleinere Zwischenräume anzutreffen sind. Es kann nun kaum einem Zweifel unterliegen, daß diese engen Zellenzwischenräume besonders zu Farbstoffniederschlägen neigen. Außerdem ist hier noch der Epithelien zu gedenken, welche sich zwischen den einzelnen Fettzellen am längsten zu erhalten scheinen. Man beachte hierbei fig. 24, 25 und Photogramm fig. 26, welche sämtlich die Projektionsbilder solcher Decken zur Anschauung bringen. Ist, wie bei Winterflügeldecken, das Epithel verschwunden, dann erscheinen

selbstverständlich auch nach Aufräumung einer beträchtlichen Gewebsschicht die einzelnen Zellenzwischenräume vollkommen frei von Niederschlägen, wie dies aus fig. 5 ersichtlich ist. Wir haben es hier also allem Anschein nach mit vorübergehenden und nicht wesentlichen Erscheinungsformen zu tun. Daß dies wirklich der Fall ist, darüber läßt die Untersuchung von Käfern, welche sich zur Winterruhe anschicken, keinen Zweifel mehr auftauchen. Verfertigt man sich von den Flügeldecken solcher Tiere Hämatoxylin-Totalpräparate, so wird man vergeblich nach allen diesen SCHULZE'schen Gebilden suchen. Zu dieser Zeit hat nämlich das Flügeldeckengewebe seine größte Entfaltung erreicht, so daß dann die einzelnen Zellen sich so fest miteinander verbunden haben, daß keine Lücken für etwaige Farbstoffniederschläge mehr vorhanden sind und somit also auch die SCHULZE'schen Angaben nicht mehr vorgefunden werden können. Dieses Verhalten läßt sich besonders gut bei *Coccinella septempunctata* nachweisen, bei einer Species, die der Autor, an einigen „Stichproben“ gewitzigt, auf das Vorhandensein dieser Gebilde hin untersuchen konnte. Daß ich mich aber auch in meiner ersten Arbeit keineswegs durch die Willkür zufälliger, lediglich durch die Methode künstlich hervorgebrachter Erscheinungsformen zur Aufstellung höchst gewagter Hypothesen habe verleiten lassen, diese Tatsache darf nicht, wie SCHULZE angibt, als Gegenargument für die Genauigkeit meiner Untersuchungen benutzt werden, sondern sie spricht vielmehr dafür, daß ich mich durch eine auf verschiedenen Wegen durchgeführte Beobachtungsweise von Zufallserscheinungen nach Möglichkeit zu emanzipieren wußte. Ich darf hier wohl nochmals auf Fig. 8 hinweisen, welche aufs deutlichste zum Ausdruck bringt, daß das Flügeldeckengewebe dieser Coccinellide mit dem abdominalen Fettkörper völlig eines Wesens ist und daß nach sämtlichen von dem Autor vorhin angegebenen Gebilden hier vergeblich geforscht werden muß.

In diesem Zusammenhange dürfte es wohl auch von Interesse sein, auf einen Befund hinzuweisen, welcher zeigen mag, daß sich auch andere künstliche Gebilde in den Flügeldecken leicht hervorbringen lassen. Durchfärbt man nämlich eine konservierte Elytre einer *Coccinella septempunctata* etwa 24 Stunden lang mit Safranin, so treten in dieser auf rotem Grunde die wunderbarsten Krystallgebilde auf, die in der Tat jedes Auge zu entzücken vermögen. Diese Krystalle setzen sich aus feinen Nadeln zusammen, verzweigen sich baumartig und erscheinen innerhalb der Flügeldecke beinahe regel-

mäßig verteilt. Über das Zustandekommen dieser schönen Formen konnte ich bisher noch nichts ermitteln.

Wenn wir uns nunmehr einer Einzelbetrachtung der durch SCHULZE vorgebrachten Angaben näher zuwenden, so sehen wir an seinen Photogrammen, daß er die von dem Kernfarbstoffe imprägnierten intercellulären Zwischenräume als seine „Zwischenkerne“ angesprochen hat. Seltsam wirkt der Vermerk, daß der „Innenkern“ häufig y-förmige Gestalt aufweist, da ja je drei nebeneinander orientierte Zellen zumeist in ihren drei etwas abgestumpften Ecken sich einander zu nähern pflegen. Ein Blick auf die Abbildungen des in Rede stehenden Autors wird diese Tatsache trefflich illustrieren.

„Tracheenendcapillaren“ konnten gleichfalls von mir an keiner Stelle ermittelt werden, desgleichen nie Zellumrandungen, die wohl genau die Weißen des Druckpapieres, aber keine Spur irgendeines körperlichen Gebildes zur Darstellung bringen, wie dies aus den SCHULZE'schen Photogrammen 7 und 8 zu entnehmen ist. Da die Prüfung von *lege artis* konservierten und gefärbten Flügeldecken bei der hier in Frage kommenden *Chrysomela polita* zur Darstellung dieser Gebilde völlig ergebnislos verlief, so habe ich mich auch hierbei der Mühe nicht enthoben, durch Schnittpräparate irgendeinen Anhaltspunkt für die diesbezüglichen Befunde des Autors zu gewinnen. Es zeigte sich aber auch dann, sowohl bei schwächerer als auch stärkerer Vergrößerung (Phot. Fig. 28 u. 29), daß die Zellen des Flügeldeckengewebes, soweit sie im gegenseitigen Zusammenschluß beobachtet werden konnten, stets ohne irgendwelche Zwischenelemente sich aneinanderfügten, wofür die beigefügten Abbildungen einen deutlichen Beleg erbringen. Hin und wieder habe ich allerdings an stark geschrumpften Präparaten die Beobachtung machen können, daß die einzelnen Zellen des Flügeldeckengewebes unter Freilassung eines bestimmten Zwischenraumes voneinander gewichen waren.

Der ganze Verlauf der in diesem Abschnitte vorgetragenen Auseinandersetzungen konnte bei uns zweifellos nur den Eindruck bestärken, daß SCHULZE in seinem präokkupierten Bestreben, Verschiedenheiten zwischen seinem „Carotingewebe“ und dem Fettkörper ausfindig zu machen, durch seine Methode wiederum irreführt worden ist. Seine „Zwischenkerne“, „Tracheenendkapillaren“ sowie „Aussen-“ und „Innenkern“ sind durchweg als Produkte überfärbter Totalpräparate anzusehen, deren Nichtexistenz im geweb-

lichen Verbands die Schnittmethode außer Zweifel setzen konnte. Hierdurch sinken aber auch die letzten Stützen, welche bis jetzt noch das von SCHULZE in die Literatur eingeführte, voreilig bezeichnete „Carotینگewebe“ zu halten versucht hatten, unaufhaltsam dahin.

V. Allgemeine Schlußbetrachtungen.

Um zu einem besseren Überblick der Ergebnisse, welche die kritische Prüfung der drei SCHULZE'schen Veröffentlichungen zeitigen konnte, zu gelangen, halte ich es hier für am Platze, nunmehr ihre Hauptresultate in einer kurzen Zusammenfassung folgen zu lassen. Da aber noch einige verstreute Angaben, die sich bisher mehr oder minder einer allgemeineren Behandlung haben entziehen können, ihrer Lösung harren, so werde ich auch in diesem Abschnitte Gelegenheit nehmen, noch an solche offen stehende Fragen hin und wieder die Sonde zu legen.

Der Verlauf der vorhergehenden Untersuchungen hat hinsichtlich des Charakters und der Entstehung des Flügeldeckengewebes der Coleopteren etwa zu den folgenden Ergebnissen geführt:

Das SCHULZE'sche „Carotینگewebe“, als welches eine neue, sich in ontogenetischer, anatomisch-histologischer und physiologischer Beziehung auszeichnende Gewebsformation angesprochen wurde, stellt den peripheren, sich zwischen den beiden Flügeldeckenlamellen ausbreitenden Teil des allgemeinen Fettkörpers dar, da es in allen Teilen und in jeder Hinsicht mit diesem übereinstimmt.

Die den Aufbau dieses Gewebes vermittelnden, von SCHULZE als „Carotinzellen“ angesprochenen Elemente des abdominalen Fettkörpers sind mit den Önoeyten der Autoren identisch und konnten nie auf der Wanderung in die Flügeldecken noch bei der Bildung seines hypothetischen „Carotینگewebes“ beobachtet werden.

Diejenigen Zellen jedoch, welche nach dem Schlüpfen der Käfer in dem Flügeldeckeninnern aufzutreten pflegen und die sich bereits an der lebenden Elytre durch stärkere Lichtbrechung verraten, sind als aus den Epidermzellen hervorgegangene Hämoeyten anzusehen. Es folgt hieraus, daß SCHULZE zwei ganz verschiedene Zellformen, welche in keiner Beziehung zueinander stehen, irrtümlich unter einem Namen vereinigt hat.

Zell- resp. Kernteilungen ließen sich bisher bei der Genese des Flügeldeckengewebes nicht beobachten. Dieser Prozeß geht vielmehr in folgender Weise vor sich: in den vorhin angegebenen

Zellen treten alsbald kleinere und größere Fettkügelchen auf, ein Verhalten, welches in dem sogenannten Vacuolisierungsprozesse des konservierten Gewebes seinen morphologischen Ausdruck findet. Nach und nach schließen sich diese einzelnen Zellen immer enger zu einem kompakten Gewebe zusammen, wobei sie sich durch stete Aufspeicherung von reichlichen Reservematerialien mehr und mehr vergrößern. Das auf diese Weise entstandene Gewebe zeigt in jeder Hinsicht ein dem abdominalen Fettkörper völlig gleichwertiges Verhalten und erweist sich auch auf allen späteren Stadien als mit diesem vollkommen identisch. Im besonderen ist hier darauf hinzuweisen, daß die Kerne dieses Gewebes nach und nach immer spärlicher werden und die Zellen mehr und mehr verschmelzen, so daß alsbald anstatt der circumskripten Zellindividuen mächtige, zumeist mehrkernige Fettkörperlappen mit einem engen Reticulum resultieren, in welchen bei nicht wenigen Species fast überhaupt keine deutlichen Zellgrenzen mehr nachzuweisen sind. Man vgl. hierzu die Figg. 8—15.

Die bei der Genese des Flügeldeckengewebes von SCHULZE aus dem Studium von Totalpräparaten entnommenen Angaben über die mannigfaltigsten Teilungserscheinungen, Mitosen sowohl wie Amitosen, konnten in keinem Falle durch die Schnittmethode ihre Bestätigung finden. Ein solches Verhalten entspricht denn auch durchaus dem Charakter des Fettkörpers, von dessen Zellen PEREZ (1910) folgendes angibt:

„Leur nombre reste fixe. Pas plus que les auteurs antérieurs, je n'ai pu observer leur multiplication. — Il n'est pas rare de rencontrer des cellules grasses binucléées; j'en ai même observé une à quatre noyaux. Mais il ne faut point voir là des stades de division.“

Diese Angaben entsprechen völlig meinen sowohl am Flügel-fettkörper als auch am abdominalen Fettkörper aufgedeckten Befunden. Auch die wiederum in der letzten SCHULZE'schen Arbeit über Zellteilungen vorgebrachten Bemerkungen kann ich durchaus nicht gutheißen.

In derselben Veröffentlichung kommen gleichfalls wieder die Färbungserscheinungen der Elytren zur Sprache, weshalb ich auch auf diese nunmehr noch etwas näher eingehen möchte.

Wir hatten bereits gesehen, daß SCHULZE neuerdings wieder insofern an dem Charakter des Flügeldeckenfarbstoffes schwankend geworden ist, als er nunmehr seine Angaben auf die Carotin-

Xanthophyll-Gruppe, also einen viel weiteren Begriff bezieht, der sich im wesentlichen mit den Lipochromen deckt. Über diese Farbstoffe äußert sich KRUKENBERG (1882) in folgender Weise:

„Mehrfach ist das Bedürfnis fühlbar geworden, jene roten, gelben und gelbgrünen Farbstoffe, welche von Fetten leicht aufgenommen werden, in ihrem natürlichen Vorkommen sich meist in diesen gelöst befinden, mit concentr. Schwefelsäure wie starker Salpetersäure sich blaugrün bis tief indigoblau färben und spectroscopisch durch ein oder zwei, einzelne derselben vielleicht auch durch drei Absorptionsbänder im blauen oder violetten Teile des Spectrums gekennzeichnet sind, welche fernerhin einer Verseifung widerstehen und sich auch den Lösungsmitteln (Chloroform, Aether, Alkohol, Schwefelkohlenstoff, Benzol, fetten und ätherischen Oelen) gegenüber ziemlich gleich verhalten, unter einem gemeinschaftlichen Namen zusammenzufassen. Sämtliche in diesen Eigenschaften übereinstimmenden roten, gelben und gelbgrünen Pigmente scheinen auch stickstofffrei zu sein.“

KRUKENBERG benannte die auf solche Weise beschriebenen Farbstoffe daraufhin Lipochrome, ein Terminus, welcher seither in allen naturwissenschaftlichen Disziplinen vollen Anklang gefunden hat. Es würde in diesem Rahmen zu weit führen, wollte ich die zahlreichen Vertreter dieser umfangreichen Farbstoffgruppe auch nur annähernd erschöpfen. Ich möchte deshalb auf OPPENHEIMER's Handbuch der Biochemie, Vol. 1, 1909, hinweisen, in welchem auf diese Fragen näher eingegangen wird.

Bereits in seiner ersten Arbeit hatte SCHULZE gegen die Bezeichnung Lipochrom Bedenken geäußert. Neuerdings präzisiert er seine diesbezüglichen Angaben insofern, als er „nach wie vor“ dafür eintritt, „in der Zoologie den Namen Lipochrome durch Carotinoide zu ersetzen“, während er vor Jahresfrist noch folgendermaßen über die Bezeichnung Carotinoide urteilte: „Mir scheint mit diesem neuen und nicht gerade schönen Namen wenig gewonnen zu sein.“

Ich hatte im Vorigen schon gelegentlich darauf hingewiesen, daß bisher gar kein zwingender Grund vorliege, diesen althergebrachten Terminus plötzlich ausschalten zu wollen, zumal auch die Chemie an dieser Bezeichnung noch treu festhält. Um so mehr, scheint es mir, haben wir speziell in der Zoologie so lange zu warten, bis die Chemie, welcher doch in Fragen ihres eigenen Gebietes das letzte Wort geziemt, die Konstitution der Lipochrome näher erforschen konnte, ehe wir aus unangebrachtem Purismus zur

Änderung einer Bezeichnung schreiten, welcher in den benachbarten Disziplinen noch ihr altbewährtes Recht zugesprochen wird. Ich erachte es deshalb auch weiterhin in der Zoologie für durchaus angemessen, diesen Begriff zu sanktionieren, zumal sich auch die Fachgenossen dieses Terminus in ihren Arbeiten ohne Bedenken zu bedienen pflegen. So zählt beispielsweise HOLLANDE (1907) folgende Farbstoffe zu „der großen Gruppe der Lipochrome“: das Zoonerythrin, das Tetronerythrin, das Lutein, den gelben Stoff der Eier, des Serums und der Fette, den Purpur der Retina, das Chromophan, das Carotin usw.

In meiner früheren Arbeit hatte ich angegeben, daß nach meinem Dafürhalten die Lipochrome im tierischen Organismus stets an Fette gebunden vorkämen und ihr von einigen Autoren angegebenes, zeitweiliges freies Auftreten in Krystallform wohl erst sekundär hervorgerufen sei, da ich mir damals bereits der Tatsache voll bewußt war, wie innig auch die im tierischen und pflanzlichen Organismus hin und wieder auftretenden Krystalloide noch mit den Fetten gepaart erscheinen, so daß es sogar für einen Chemiker schwierig wird, die Lipochrome vollkommen rein darzustellen.

Da SCHULZE in seiner letzten Arbeit diesen meinen Angaben ganz besonderes Interesse entgegenzubringen scheint, ja ihm sogar die Behauptung entschlüpft, daß diese, wie manche andere meiner Angaben hinfällig seien, so werde ich hier nicht umhin können, auch diesen meinen Standpunkt noch etwas näher zu präzisieren. Leider müssen wir uns hier mit den fettfreien Lipochromen allein befassen, da uns der Autor über die Hinfälligkeit mancher anderer Befunde vorläufig noch im unklaren läßt.

Am Schlusse dieser Arbeit, in welcher so mancher Irrtum seine Berichtigung finden konnte, wird es kaum wundernehmen, wenn wir auch zuguterletzt noch die für eine Fettfreiheit der Lipochrome angeführten Beispiele berichtigen müssen. Kaum einer der Leser hätte sich aber trotzdem mit dem Gedanken vertraut machen mögen, daß die diesbezüglichen Angaben eine völlige Verkennung des Charakters der Lipochrome an sich involvieren würden, zumal es SCHULZE im Verlaufe von mehreren Untersuchungen sogar mit einzelnen Vertretern dieser großen Farbstoff-Gruppe wie mit längst bekannten Größen zu operieren verstanden hatte. Zum Schlusse müssen wir uns aber auch noch bezüglich der fundamentalsten und anscheinend festbegründetsten Angaben des Autors von gewiegten Fachleuten eines Besseren belehren lassen; denn die enge Beziehung

der Lipochrome zu den Fetten leuchtet aus den nun folgenden Bemerkungen klar hervor:

„Gemeinsam sind allen diesen Pigmenten das Gebundensein an Fettsäureester oder an Chromoplasten (SCHIMPER), die oben angeführten Löslichkeitsverhältnisse“ usw. (ZOFF, 1892).

Zu einer ähnlichen Charakteristik der Lipochrome oder Carotinoide gelangt ein Berufschemiker, ARNOLD (1913), mit diesen Worten:

„Lipochrome, früher als besondere Verbindung betrachtet und Fettfarbstoffe genannt, sind Lösungen der Carotene in tierischen und pflanzlichen Fetten, von denen sie schwer zu trennen sind; sie werden mit diesen gemengt erhalten aus den Corpora lutea, den Federn, der gelben Fusshaut der Vögel, dem Seh epithel der Vögel und Reptilien (hier Chromophan und je nach der Farbe Chloro-, Xantho- und Rodophan genannt), dem Eidotter (hier Luteine genannt), den Maiskörnern, vielen Staubfäden, Blüten usw.“

Überdies deutet die leichte Umwandlung der Lipochrome in die Cholesterine auf ihre enge Beziehung zu den Fetten hin. Neuerdings werden sie deshalb auch mit diesen und den übrigen fettartigen Körpern vereint den sogenannten Lipoiden zugezählt. KOLBE (1889) vertritt die Meinung, daß die Lipochrome sogar in den meisten Fällen wahrscheinlich aus fettartigen Stoffen hervorgehen.

„Es gibt aber,“ so fährt dann SCHULZE in seiner Polemik fort, „eine grosse Zahl von Fällen, wo das Carotinoid dauernd fettfrei ist (d. h. mit Osmiumsäure auch bei Alkoholzusatz keine Schwärzung erleidet). Ich führe als zwei sehr markante Fälle das Carotinoid der Goldfischschuppen und das der roten Hinterflügel mancher Chrysomeliden z. B. *Chrysomela varians* an.“

Diese SCHULZE'sche Methode zum Nachweise von an Fett gebundenen Carotinoiden dürfte wohl einzig dastehen, da eine Schwärzung durch Osmiumsäure nur an Oleinfett oder günstigenfalls auch noch an den übrigen reinen Fetten statthat. Die beiden sehr markanten Fälle aber, welche der Autor dann anscheinend als zwei besonders günstige Beispiele von fettfreien Lipochromen hervorhebt, verdienen auch wohl deshalb unser Interesse, weil bisher bei diesen der Farbstoff noch nicht rein dargestellt werden konnte. So wurde das Carotinoid des Goldfisches von CUNNINGHAM u. MACMUNN (1893) untersucht und in Anlehnung an die Forschungen KRUKENBERG's als Zoonerythrin angesprochen. Diese Autoren weisen aber ausdrücklich darauf hin, daß sie weder bei diesem noch bei anderen

Fischen den Farbstoff in reiner Form erhalten konnten. Auch für die Hinterflügel mancher Chrysomeliden liegen meines Wissens bisher keine weiteren Angaben über fettfreie Lipochrome vor.

Wir entnehmen also hieraus — was nach der vorhergehenden Charakterisierung der Lipochrome zu erwarten war —, daß die von SCHULZE über eine Fettfreiheit dieser Farbstoffe angeführten Beispiele vergeblich in der Literatur nach einer Stütze suchen müssen. Die von diesem Autor in Anwendung gebrachte Osmiumsäurereaktion kann uns aber keineswegs für den Nachweis von an die Lipochrome gebundenen Fetten genügen, und es wird sich nunmehr zeigen, welche höchst merkwürdige Konsequenzen aus derlei Angaben ohne weiteres hervorgehen.

Osmiumsäure ist nämlich ein Reagens auf Carotinoide! Der SCHULZE'sche Nachweis von der Fettfreiheit der Lipochrome in den oben angegebenen Fällen schließt somit implizite den Befund ein, daß hier auch von keinem Carotinoid gesprochen werden kann, eine Folgerung, welcher wir uns nicht werden entziehen können, wenn wir hierzu die diesbezüglichen Bemerkungen der Autoren nunmehr nachlesen:

„Neu in diesen Angaben KARSTEN's“, so hebt ZOPF (1892) hervor, „ist die Osmiumsäurereaktion des rohen Extrakts, sie könnte aber möglicherweise, da ein solcher Auszug aus *Trentopohlia* stets Fett enthalten muss, eine bloße Fettreaktion bedeuten.“

Da aber nach den Angaben SCHULZE's in den von ihm befürworteten Fällen ein Fett nicht zu befürchten ist, so müßte gerade hier die Reaktion besonders günstig ausfallen, da der Autor ja selbst zugibt, daß hier Lipochrome vorkommen. Irgendein Zweifel an der Ausführbarkeit dieser Methode kann hierbei gar nicht auftauchen, zumal nicht, wenn wir noch die weiteren Bemerkungen ZOPF's hier berücksichtigen:

„Gemeinsam sind allen diesen Pigmenten . . . die Fähigkeit im festen oder halbfesten Zustande (oder auch in konzentrierten Lösungen) mit conc. Schwefel- oder Salpetersäure blaue, mit Jodlösungen blaue oder grüne, mit Osmiumsäure schwarzbraune Verbindungen zu bilden.“¹⁾

Es zeigt sich also, daß der negative Ausfall der SCHULZE'schen Osmiumsäurereaktion in doppelter Hinsicht zu den größten Bedenken Veranlassung gibt; denn sie hätte, wenn sie überhaupt zum Nach-

1) Beim Autor nicht gesperrt!

weise von Fetten Allgemeingültigkeit beanspruchen kann, diese nicht nur, sondern auch die Carotinoide, welche hier doch unzweifelhaft vorhanden sind, schwärzen müssen. Nach diesen Auseinandersetzungen wird es sich kaum noch der Mühe lohnen, auf die weiteren Angaben des Autors über fettfreie Lipochrome auch nur mit einem Worte einzugehen.

Wenn ich in meiner vorhergehenden Arbeit von einer Säure gesprochen hatte, welche das zeitweilige Auftreten von Krystallen hervorrufen könne, so hatte ich diese Vermutung lediglich im SCHULZE'schen Sinne ausgesprochen, insofern dieser Autor ja selbst das Auskrystallisieren von Lipochromen im lebenden Gewebe auf das Einwirken einer Säure zurückgeführt hat. Nachdem ich aber nunmehr habe nachweisen können, daß die in den Flügeldecken der Chrysomeliden beschriebenen Krystallformen lediglich als Kunstprodukte zu werten sind, werde ich mich auch in dieser Hinsicht skeptischer verhalten müssen, um so mehr, als auch die Photogramme der letzten SCHULZE'schen Arbeit unsere früheren Angaben zu bestätigen scheinen. In Phot. fig. 17 stellt uns nämlich der in Rede stehende Autor ungewollt die für jedes abgestorbene Fettgewebe so charakteristischen krystallinischen Nadeln dar, welche deutlich erkennen lassen, daß wir es hier in der Tat mit keinem normalen Gewebe zu tun haben können. Das Gleiche gilt noch im verstärkten Maße von den Carotinoidkrystallen seines letzten Photogramms, auf welche Gebilde ich ja im Vorigen eingehend habe hinweisen können.

Auf das Auftreten von solchen krystallinischen Nadeln im abgestorbenen oder durch irgendwelche Agentien beeinflussten Gewebe macht uns bereits LEYDIG (1857) bei den Insecten mit den folgenden Worten aufmerksam:

„Weiterhin sei vorgebracht, dass bei *Cossus hesperidum* die Zellen des Fettkörpers sich auf eine bemerkenswerte Weise nach Einwirkung von Essigsäure verhalten. Wird das genannte Reagens zugesetzt, so ändert sich der Inhalt der Fettzellen dahin um, dass aus der Zelle flüssiges Fett in Form kleiner Kügelchen austritt, der zurückbleibende Teil aber, in Nadeln anschliessend, krystallinisch sich umgestaltet. Es erinnert dieser Hergang an die Fettzellen mit Margarinkrystallen, wie sie nicht selten bei Wirbeltieren beobachtet werden.“

Diese nadelförmigen Gebilde oder die sogenannten Margarin-

krystalle treten aber bei den Wirbeltieren nach STÖHR (1915) erst nach dem Tode in Erscheinung.

Wenn SCHULZE meiner ersten Arbeit gegenüber bereits die Meinung ausspricht, daß sie leicht den Eindruck erwecke, als ob nach meiner Meinung seine sämtlichen Ergebnisse unrichtig und nach meinen Befunden zu berichtigen seien, so scheint mir diese Befürchtung doch etwas reichlich verfrüht. Hatte ich damals doch mit gutem Recht und eingehender Begründung meine Ergebnisse so vorgetragen, wie ich sie eben an meinen Beobachtungen bestätigt fand, ohne mich auf eine eingehende Kritik der für die Chrysomeliden vorgebrachten Darlegungen dieses Autors einzulassen. Keiner aber, der den Gang dieser Abhandlung bis zum Schlusse verfolgen konnte, wird mir aber auch nur den Gedanken nahelegen können, daß ich die SCHULZE'schen Veröffentlichungen doch in dem einen oder anderen Falle hätte gutheißen können. Daß es aber nicht immer attisches Salz ist, womit der Autor operiert, dafür spricht bereits sein Eingeständnis einer irrtümlichen Untersuchung, welche er mir gegenüber in seiner letzten Arbeit macht. Wenn aber trotzdem in dieser betont wird, daß meine für die Coccinelliden aufgestellten Befunde dringend eine Nachprüfung erheischen, so wird sicherlich diese ohne jede Beweisführung vorgebrachte Angabe durch vorliegende Abhandlung am besten beantwortet und am stärksten paralysiert, deren Inhalt ohne Zweifel dafür einsteht, daß die SCHULZE'schen Resultate, wie seine Behauptungen und die zugrundeliegende Methode alle in gleicher Weise mit derselben Vorsicht aufgenommen sein wollen.

Um aber auch fernerhin jedem Irrtume die Spitze bieten zu können, halte ich es am Schlusse für angebracht, nochmals SCHULZE gegenüber meine hauptsächlichsten Ergebnisse im Interesse eines besseren Überblickes zu formulieren und zu präzisieren.

1. Das „Carotingewebe“ stellt nicht, wie sein Entdecker SCHULZE befürwortet, ein neues, bisher unbekanntes Gewebe dar, sondern ist vielmehr als der in den intermediären Hohlraum der Elytren vordringende Teil des auch die übrige Leibeshöhle in gleicher Weise durchsetzenden Fettkörpers aufzufassen.

2. Dieser Gewebskomplex stimmt nämlich sowohl in ontogenetischer wie anatomisch-histologischer und physiologischer Beziehung mit dem Fettkörperstamm überein.

3. Sämtliche morphologischen Erscheinungen des Deckflügelfett-

körpers gehen mit den gleichen Veränderungen des abdominalen Fettkörpers Hand in Hand.

4. Während der Sommer- und Winterruhe findet auch bei den Chrysomeliden ein Abtransport der Reservematerialien und des gesamten Deckflügelfettkörpers statt.

5. Die Histogenese des Fettkörpers einschließlich seines in die Elytren vorspringenden Teiles beruht lediglich auf der Vereinigung und Differenzierung von aus Epithelien hervorgegangenen Hämocyten.

6. Die von SCHULZE zum Aufbaue des Flügeldeckengewebes herangezogenen Zellelemente des abdominalen Fettkörpers stellen die längst bekannten Önocyten dar.

7. Diese Zellen stehen mit der Histogenese des Flügeldeckengewebes in keiner Weise in Beziehung.

8. Die von SCHULZE in den jungen Flügeldecken als „Carotinzellen“ bezeichneten und mit den vorigen irrtümlicherweise identifizierten Zellelemente repräsentieren die den dortigen Fettkörper aufbauenden, vorhin besprochenen Hämocyten.

9. Bei dem Aufbau dieses Gewebekomplexes konnten bisher keine Teilungen, weder Mitosen noch Amitosen, ausfindig gemacht werden.

10. Der im Flügeldeckenfettkörper abgelagerte Farbstoff kann nach den bisherigen Ermittlungen nur als ein Lipochrom angesprochen werden, da uns vorläufig jede nähere Bestimmung von chemischer Seite fehlt.

11. Die Färbung der Flügeldecken von *Melasoma vigintipunctatum* beruht nicht, wie SCHULZE angibt, auf dem Carotin seines „Carotinalgewebes“ allein, sondern sie setzt sich zumeist aus zwei Komponenten, dem Lipochrom des Fettkörpers und dem Cuticularpigmente, zusammen.

12. Die Schwarzfärbung der Elytren von *Gonioctena viminalis* f. *calcarata* beruht auf ihrem dunklen Cuticularpigment. Die diesbezüglichen Angaben SCHULZE's sind irrtümlich.

13. Auch die in den Hinterflügeln mancher Chrysomeliden oft lebhaft hervortretende rote Farbe (*Chrysomela polita*, *Chrysomela fastuosa*) ist nicht auf eine Färbung des Chitins, sondern ebenfalls auf ein zwischen die Platten eingelagertes Lipochrom zurückzuführen.

14. SCHULZE's krystallinische Gebilde lassen sich in den Elytren nur auf künstlichem Wege hervorrufen.

15. Eine fettige Degeneration des Flügeldeckengewebes findet

nie statt, jedoch konnte sein Abbau während der Geschlechts- und Ruheperiode sehr gut verfolgt werden.

16. SCHULZE's Angabe, daß sich sein sogenanntes „Carotingewebe“ dadurch vom Fettkörper unterscheide, daß im ersteren keine Albuminoidkügelchen anzutreffen seien, widerspricht jeder exakten Forschung.

17. Fettkörper und „Carotingewebe“ treten auch nie nebeneinander in den Elytren auf. Alle in diesem Zusammenhange vorgebrachten Angaben über ein verschiedenes Verhalten der Gewebstruktur entsprechen durchaus nicht den Tatsachen. Nach wie vor bedeutet „Carotingewebe“ einen von SCHULZE verkannten Teil des Fettkörpers.

18. Die SCHULZE'schen „Zwischenkerne“, „Schaltzellen“, „Tracheenendcapillaren“ usw. sind vermittels der Schnittmethode nicht nachzuweisen. Die irrtümliche Interpretation von gefärbten Totalpräparaten konnte lediglich zu solchen Angaben führen.

19. Die Architektur des Flügeldeckenskelets zeigte bei allen untersuchten Coleopteren einen durchaus einheitlichen Typus.

20. Die SCHULZE'sche „Dornenschicht“ ist von der oberen Lamelle als deren Homologon vollkommen zu trennen. Sie setzt sich aus schwächer ausgebildeten Lagen zusammen, die denen der oberen Platte in jeder Beziehung entsprechen.

21. Die SCHULZE'schen Angaben von einem Fehlen der Außenlage bei *Melasoma* und von einem an deren Stelle bei *Cicindela* gesondert in Erscheinung tretenden „Sekretrelief“ entsprechen nicht den Tatsachen.

22. Das Vorkommen von völlig fettfreien, von SCHULZE geforderten Carotinoiden oder Lipochromen steht in offenem Widerspruche mit der von den Chemikern hierfür angegebenen Charakteristik, nach welcher diese in tierischen und pflanzlichen Fetten gelöste Pigmente darstellen.

23. Die von SCHULZE zum Nachweise von fettfreien Lipochromen in Anwendung gebrachte Osmiumsäurereaktion läßt sich mit dem chemischen Charakter dieser Farbstoffe, welche sich in ihrer Schwärzung durch das genannte Reagens kundgibt, nicht vereinbaren.

Literaturverzeichnis.*

1. ADOLPH, E., Ueber Insektenflügel, in: Nov. Act. Acad. Leop.-Carol., Vol. 41, 2, 1880.
2. ARNOLD, C., Repetitorium der Chemie, 14. Aufl., Leipzig 1913.
3. AUEL, H., Eine Varietät von *Melasoma 20-punctata* SCOP., in: Ztschr. Insektenbiol., Vol. 5, 1909.
- 4a. BEAUREGARD, H., Recherches sur les Insectes vésicants, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 21, 1885.
- 4b. —, Les Insectes vésicants, Paris 1890.
5. BERGH, R. S., Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe des tierischen Körpers, Wiesbaden 1894.
6. BERLESE, A., Gli Insetti, Vol. 1, 1909.
- 7a. BIEDERMANN, W., Geformte Sekrete, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 2, 1903.
- 7b. —, Farbe und Zeichnung der Insekten, in: WINTERSTEIN's Handb. vergl. Physiol., Vol. 3, 1, II, 1914.
8. BÜTSCHLI, O., Untersuchungen über Strukturen, Leipzig 1898.
9. CHARPY, M., Le coussinet graisseux lombo-fessier. in: Bibliogr. anat., Vol. 16, 1907.
10. CORNALIA, E., Sopra i caratteri microscopici offerti dalle Cantaridi e da altri coleotteri facili a confondersi con esse, in: Mem. Soc. Ital. Sc. nat., Mem. 1, Vol. 1, 1865.
11. CUÉNOT, L., Sur les moyens de défense de quelques insectes, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 4, 1896.
12. CUNNINGHAM, M. A. and C. A. MACMUNN, On the coloration of the skins of Fishes, especially of Pleuronectidae, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 184, B, 1893.

13. DESCHAMPS, B., Sur les élytres des Coléoptères, in: *Ann. Sc. nat.*, Vol. 3, 1845.
14. FRIEDMANN, F., Ueber die Pigmentbildung in den Schmetterlingsflügeln, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 54, 1899.
15. GANGLBAUER, L., Ueber die Beziehungen der Skulptur zum Tracheenverlauf in den Elytren der Koleopteren, in: *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, Vol. 59, 1909.
16. GEGENBAUR, C., *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*, 7. Aufl., Leipzig 1903.
17. HAGEN, H. A., On the color and the pattern of Insects, in: *Proc. Amer. Acad. Art Sc. (N. S.)*, Vol. 9, 1882.
18. HEMMERLING, H., Ueber die Hautfarbe der Insekten, *Diss. Bonn. Med.* 1878.
19. HENNEGUY, F., *Les Insectes*, Paris 1904.
20. HEROLD, *Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge*, Kassel und Marburg 1815.
21. HOFFBAUER, C., Beiträge zur Kenntnis der Insektenflügel, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 54, 1892.
- 22a. HOLLANDE, A. CH., Étude physico-chimique du sang de quelques Insectes. Toxicité de ce sang, in: *Ann. Univ. Grenoble*, Vol. 19, 1907.
- 22b. —, Contribution à l'étude du sang des Coléoptères, in: *Arch. Zool. expér. (2)*, Vol. 5, 1909.
23. JORDAN, H., *Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere*, Vol. 1, Jena 1913.
24. KAPZOV, S., Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 98, 1911.
25. KOHL, F. G., Untersuchungen über das Carotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze, Leipzig 1902.
26. KOLBE, H. J., *Einführung in die Kenntnis der Insekten*, Berlin 1889.
27. KREMER, J., Beiträge zur Histologie der Coleopteren mit besonderer Berücksichtigung des Flügeldeckengewebes und der auftretenden Farbstoffe, in: *Zool. Jahrb., Anat.*, Vol. 40, 1917.
28. KRÜGER, E., Ueber die Entwicklung der Flügel der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Deckflügel der Käfer, *Göttingen, Philos. Diss.*, 1898.
29. KRUKENBERG, C. FR. W., *Vergleichende Studien*, 2. Reihe, Abt. 3. Heidelberg 1882.
30. LÉCAILLON, A., Recherches sur la structure de la cuticule tégumentaire des Insectes et sur la manière dont s'attachent les muscles chez les animaux, in: *Bibl. anat.*, Vol. 16, 1907.

- 31a. LEYDIG, FR., Zum feineren Bau der Arthropoden, in: Arch. Anat. Physiol., 1855.
- 31b. —, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, Frankfurt a. M., 1857.
- 31c. —, Zur Anatomie der Insekten, in: Arch. Anat. Physiol., 1859.
- 31d. —, Ueber Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten, *ibid.*, 1860.
- 32. v. LINDEN, M., Die Zeichnung der Tiere, in: Naturwiss. Wochenschr. (N. F.), Vol. 2, 1903.
- 33. MAYER, A. G., The development of the wing scales and their pigment in Butterflies and Moths, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 29, 1896.
- 34. MEISSNER, O., Die relative Häufigkeit der Varietäten von *Adalia bipunctata* L. in Potsdam (1906), nebst biologischen Bemerkungen über diese und einige andere Coccinelliden, in: Ztschr. wiss. Insektenbiol., Vol. 3, 1907.
- 35. MENEGAUX, A., Sur la biologie de la Galéruque de l'Orme, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 133, 1901.
- 36. NEUHAUSS, R., Lehrbuch der Mikrophotographie, Braunschweig 1890.
- 37. NICOLET, M., Note sur la circulation du sang chez les Coléoptères, in: Ann. Sc. nat., Vol. 3, 1847.
- 38. ODIER, A., Mémoire sur la composition chimique des parties cornées des Insectes, in: Mem. Soc. Hist. nat., Vol. 1, 1821.
- 39. ORTH, J., Lehrbuch der speziellen pathologischen Anatomie, Berlin 1887.
- 40. PÉREZ, CH., Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg.), in: Arch. Zool. expér. (4), Vol. 5, 1910.
- 41. PERRIER, Anatomie et physiologie animale, 1882.
- 42. PHISALIX, M. C., Recherches sur la matière pigmentaire rouge de *Pyrrhocoris apterus* L., in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 118, 1894.
- 43a. POYARKOFF, E., Rôle phagocytaire du corps gras chez la Galéruque de l'Orme pendant la métamorphose, in: CR. Soc. Biol., Vol. 66, 1909.
- 43b. —, Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (la Galéruque de l'Orme), in: Arch. Anat. microsc., Vol. 12, 1910.
- 44. QUIEL, G., Anatomische Untersuchungen an Collembolen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 113, 1915.
- 45. RABL, Ueber die Principien der Histologie, in: Anat. Anz., Vol. 4, Ergänzungsheft, 1889.

46. SCHÄFFER, C., Beiträge zur Histologie der Insekten. II. Ueber Blutbildungsherde bei Insektenlarven, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat., 1889.
47. SCHNEIDER, K. C., Histologisches Praktikum der Tiere, Jena 1908.
48. SCHOLZ, R., Ein Beitrag zur Lebensgeschichte von *Melasoma 20punctatum* SCOPOLI, in: Entomol. Wochenbl., Vol. 24, 1907.
- 49a. SCHULZE, P., Studien über tierische Körper der Carotingruppe. I. Insecta, in: SB. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1913.
- 49b. —, Chitin- und andere Cutikularstrukturen bei Insekten, in: Verh. deutsch. zool. Ges., Vol. 23, 1913.
- 49c. —, Studien über tierische Körper der Carotin-Xanthophyllgruppe. II, in: SB. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1914.
50. SCHWESINGER, TH., Untersuchungen über die Bedeutung der Teilung bei Körperzellen, in: Blutstudien, Vol. 2, 1909.
51. SEMPER, C., Beobachtungen über die Bildung der Flügelschuppen und Haare bei den Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 8, 1857.
52. SOLGER, B., Ueber die Zelle, in: Tiermed. Vortr., Vol. 3, 1892.
53. STÖHR, PH., Lehrbuch der Histologie, Jena 1915.
54. SWAMMERDAMM, J., Bibel der Natur, Leipzig 1752.
55. v. THANHOFFER, L., Grundzüge der vergleichenden Physiologie und Histologie, Stuttgart 1885.
56. TOLDT, C., Beiträge zur Histologie und Physiologie des Fettgewebes, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 62, 2, math.-nat. Cl., 1870.
- 57a. TOWER, W. L., The development of the pigment and color pattern in Coleoptera, in: Science (N. S.), Vol. 11, 1900.
- 57b. —, The origin and development of the wings of Coleoptera, in: Zool. Jahrb., Vol. 17, Anat., 1902—1903.
- 57c. —, The development of the colors and color patterns of Coleoptera etc., in: Decennial Publ. Univ. Chicago. Biol. Sc., First Series, Vol. 10, 1903.
58. TSWETT, M., Ueber den makro- und den mikrochemischen Nachweis des Carotins, in: Ber. deutsch. bot. Ges., Vol. 29, 1911.
- 59a. VERHOEFF, C., Ueber die Flügeldecken von *Cassida*, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 47, 1897.
- 59b. —, Die Verbreitung des schwarzen Pigmentes bei den Tracheaten, in: Entomol. Nachr., Vol. 23, 1897.
60. v. WATTENWYL, B., Betrachtungen über die Farbenpracht der Insekten, Leipzig 1897.
61. WEINREICH, Die Lebenslauftheorie. FREYTAG oder VIRCHOW?, in: Erika, Magdeburg 1909.

62. v. WIELOWIEJSKI, H., Ueber das Blutgewebe der Insekten. Eine vorläufige Mitteilung, in: Z. wiss. Zool., Vol. 43, 1886.
63. WILLSTÄTTER, R. und W. MIEG, IV. Ueber die gelben Begleiter des Chlorophylls, in: Ann. Chem., Vol. 355, 1907.
- 64a. ZOFF, W., Ueber das mikrochemische Verhalten von Fettfarbstoffen und Fettfarbstoff-haltigen Organen, in: Z. wiss. Mikrosk., Vol. 6, 1889.
- 64b. —, Zur Kenntnis der Färbungsursachen niederer Organismen, in: Beitr. Physiol., Vol. 1—5, 1892—1895.
-

Erklärung der Abbildungen.¹⁾

(Die Zeichnungen wurden mit ABBE'schem Zeichenapparat
in Objekttschhöhe angefertigt.)

Tafel 13.

Fig. 1. *Harmonia quadripunctata*. Schnitt durch die Flügeldecke eines jungen Tieres zeigt die Epithellage der oberen und unteren Lamelle. 500 : 1. CARNOY, DELAFIELD-GIESON.

Fig. 2—4. *Melasoma vigintipunctatum*. Drei aufeinanderfolgende Schnitte durch die Flügeldecke eines 4 Tage alten Käfers zeigen die Epithelauskleidung und die jungen mit Fettröpfchen versehenen Fettzellen. 500 : 1. CARNOY, DELAFIELD-Eosin.

Tafel 14.

Fig. 5. *Harmonia quadripunctata*. Totalpräparat einer Winterflügeldecke, veranschaulicht den Rückgang des Fettkörpers und das Hervortreten der großen Vacuolen im konservierten Gewebe. 500 : 1. CARNOY, DELAFIELD.

Fig. 6. *Melasoma vigintipunctatum*. Schnitt durch die Flügeldecke eines 5 Tage alten Käfers, zeigt die Anordnung und Vacuolisierung des Flügelfettkörpers. 500 : 1. CARNOY, DELAFIELD-Eosin.

Fig. 7. Derselbe Käfer. Schnitt durch den abdominalen Fettkörper, zeigt die Anordnung und Vacuolisierung des Fettgewebes mit den eingelagerten durch Eosin hellrot gefärbten großen und kleinen Önocyten, den „Carotinzellen“ SCHULZE's. 500 : 1. CARNOY, DELAFIELD-Eosin.

Fig. 8. *Coccinella septempunctata*. Schnitt durch die Flügeldecke eines ausgewachsenen Käfers, zeigt den Flügeldeckenfettkörper mit den eingelagerten Drüsen und deren Ausführgängen. 500 : 1. CARNOY, DELAFIELD-Eosin.

1) Die Figg. 13—16 und 20—25 der Tafeln 16—18 sind auf $\frac{4}{5}$ verkleinert.

Tafel 15.

Fig. 9. Derselbe Käfer. Schnitt durch den abdominalen Fettkörper, zeigt die Anordnung des Fettgewebes mit einer eingelagerten, strahlig ausgezogenen Önoocyte. 375:1. CARNOY, DELAFIELD-Eosin.

Fig. 10. *Goniocetena viminalis*. Flügeldeckenschnitt, zeigt die Anordnung des dortigen Fettkörpers. 375:1. Formolchromessigsäure. DELAFIELD-Eosin.

Fig. 11. Derselbe Käfer. Abdominalschnitt, um den dortigen Fettkörper mit zwei Önoocyten, den „Carotinzellen“ SCHULZE's, zu zeigen. 375:1. Formolchromessigsäure, DELAFIELD-Eosin.

Fig. 12. *Harmonia quadripunctata*. Flügeldeckenschnitt eines überwinternden Käfers, zeigt den dortigen Fettkörper. 500:1. CARNOY, DELAFIELD-Eosin.

Tafel 16.

Fig. 13. Derselbe Käfer. Abdominalschnitt, um den Fettkörper und die Önoocyten, „Carotinzellen“ SCHULZE's, zu veranschaulichen. 500:1. CARNOY, DELAFIELD-Eosin.

Fig. 14. *Ceindela campestris*. Flügeldeckenschnitt, zeigt den dortigen Fettkörper und die Struktur der Cuticula. Deutliche Ausbildung und verschiedene Färbung der Pigmentschicht in der oberen sowie unteren Lamelle. Mangel der von SCHULZE hierhin verlegten Drüsen, die sein Secretrelief bilden sollen. 500:1. CARNOY, DELAFIELD-Eosin.

Fig. 15. Derselbe Käfer. Zeigt einen Schnitt durch den abdominalen Fettkörper mit den Önoocyten. 500:1. CARNOY, DELAFIELD-Eosin.

Fig. 16. *Melasoma vigintipunctatum*. Abdominal- und Flügeldeckenschnitt eines 2 Tage alten Käfers, um die Bildung des Fettkörpers in diesen beiden Körperregionen zu zeigen. Auf dem Abdominalschnitte erblickt man zwei Önoocyten, welche SCHULZE als „Carotinzellen“ anspricht. Man sieht deutlich, daß diese Zellen mit der Bildung des nebenan zur Darstellung gebrachten Flügeldeckengewebes nichts zu tun haben. 375:1. CARNOY, DELAFIELD-Eosin.

Tafel 17.

Fig. 17. *Melasoma vigintipunctatum* f. *miniata*. Lebendfrisches Quetschpräparat der lateralen Partie des abdominalen Fettkörpers, zeigt bei starker Vergrößerung winzige, rubinrote, polymorphe Krystalloide. Man vergleiche hierzu: SCHULZE, 49a, Phot. Fig. 3 und besonders 49c, Phot. Fig. 19, um den Unterschied in der Gestalt und Größe mit seinen krystallinischen Gebilden kennen zu lernen. 760:1.

Fig. 18 (Phot.). *Melasoma vigintipunctatum*. Lebendaufnahme einer Flügeldecke eines ganz frisch geschlüpften Käfers, zeigt bei schwacher Vergrößerung das Auftreten einer Menge von Zellgebilden in zerstreuter Anordnung. Die Makeln sind noch kaum angedeutet.

Fig. 19 (Phot.). *Melasoma vigintipunctatum*. Lebendaufnahme einer etwas älteren Flügeldecke bei etwas stärkerer Vergrößerung, zeigt, wie sich diese Zellgebilde allmählich dichter zusammenscharen.

Fig. 20. *Gonioctena viminalis* f. *calcarata*. Flügeldeckenschnitt, zeigt, daß die Färbung durch das schwarze Cuticularpigment hervorgerufen wird. Verschiedene Färbung der Pigmentschicht der oberen und der unteren Lamelle. 375 : 1. CARNOY, DELAFIELD-Eosin.

Tafel 18.

Fig. 21 u. 22. *Melasoma vigintipunctatum*. Flügeldeckenschnitte eines 9 Tage alten Käfers, zeigen die Struktur der Cuticula und die Anordnung des Flügeldeckenfettkörpers. 500 : 1. CARNOY, DELAFIELD-Eosin.

Fig. 23. *Gonioctena viminalis*. Flügeldeckenschnitt eines überwinterten Käfers, zeigt die Albuminoidkügelchen des dortigen Fettkörpers. 500 : 1. CARNOY, DELAFIELD-Eosin.

Fig. 24 Derselbe Käfer wie bei Fig. 21 u. 22. Flügeldecken-totalpräparat, zeigt das Projektionsbild der Flügeldeckengewebe. Man vergleiche hiermit Fig. 21 u. 22! 500 : 1. CARNOY, DELAFIELD.

Fig. 25. *Melasoma vigintipunctatum*. Flügeldeckentotalpräparat eines 10 Tage alten Käfers, zeigt gegenüber der vorigen Figur das stärkere Zurücktreten der Epithelzellen und die weitere Ausbreitung des Fettkörpers. 500 : 1. CARNOY, DELAFIELD.

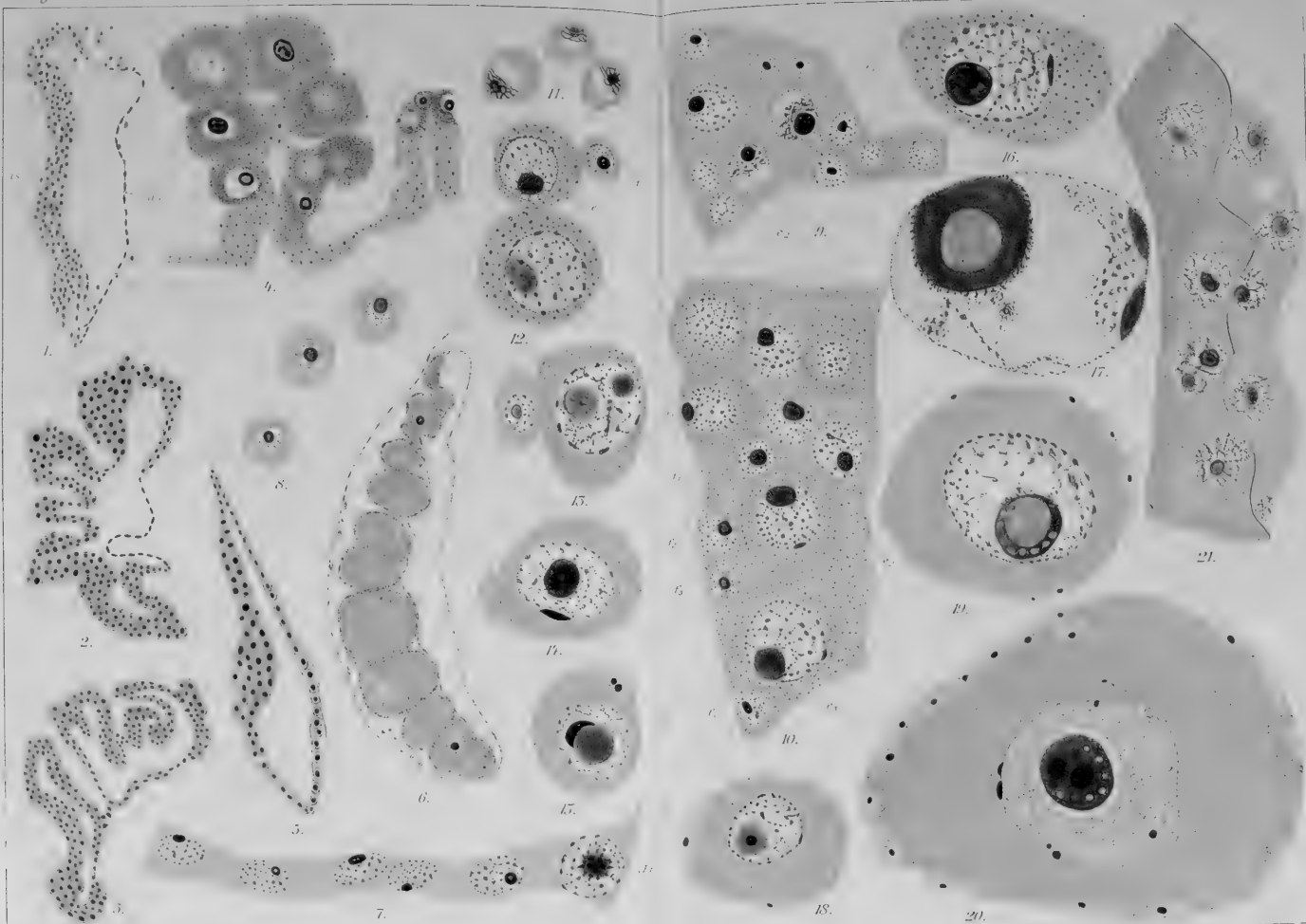
Tafel 19.

Fig. 26 (Phot.). Derselbe Käfer. Lebendaufnahme einer Flügeldecke, zeigt, wie in der vorigen Figur, die Projektionsbilder der dortigen Gewebe. 250 : 1.

Fig. 27 (Phot.). *Melasoma vigintipunctatum*. Flügeldeckenschnitt eines überwinterten Käfers, zeigt die mächtige Entfaltung der Drüsen in den Elytren. Dazwischen Fettkörper und eine Öocyte oder „Carotinzelle“ SCHULZE's. 178 : 1. CARNOY, DELAFIELD-GIESON.

Fig. 28 (Phot.). *Chrysomela polita*. Schnitt durch die Elytre, zeigt den dortigen Fettkörper. 250 : 1. CARNOY, DELAFIELD-GIESON.

Fig. 29 (Phot.). Dasselbe Bild bei stärkerer Vergrößerung. 600 : 1. CARNOY, DELAFIELD-GIESON.





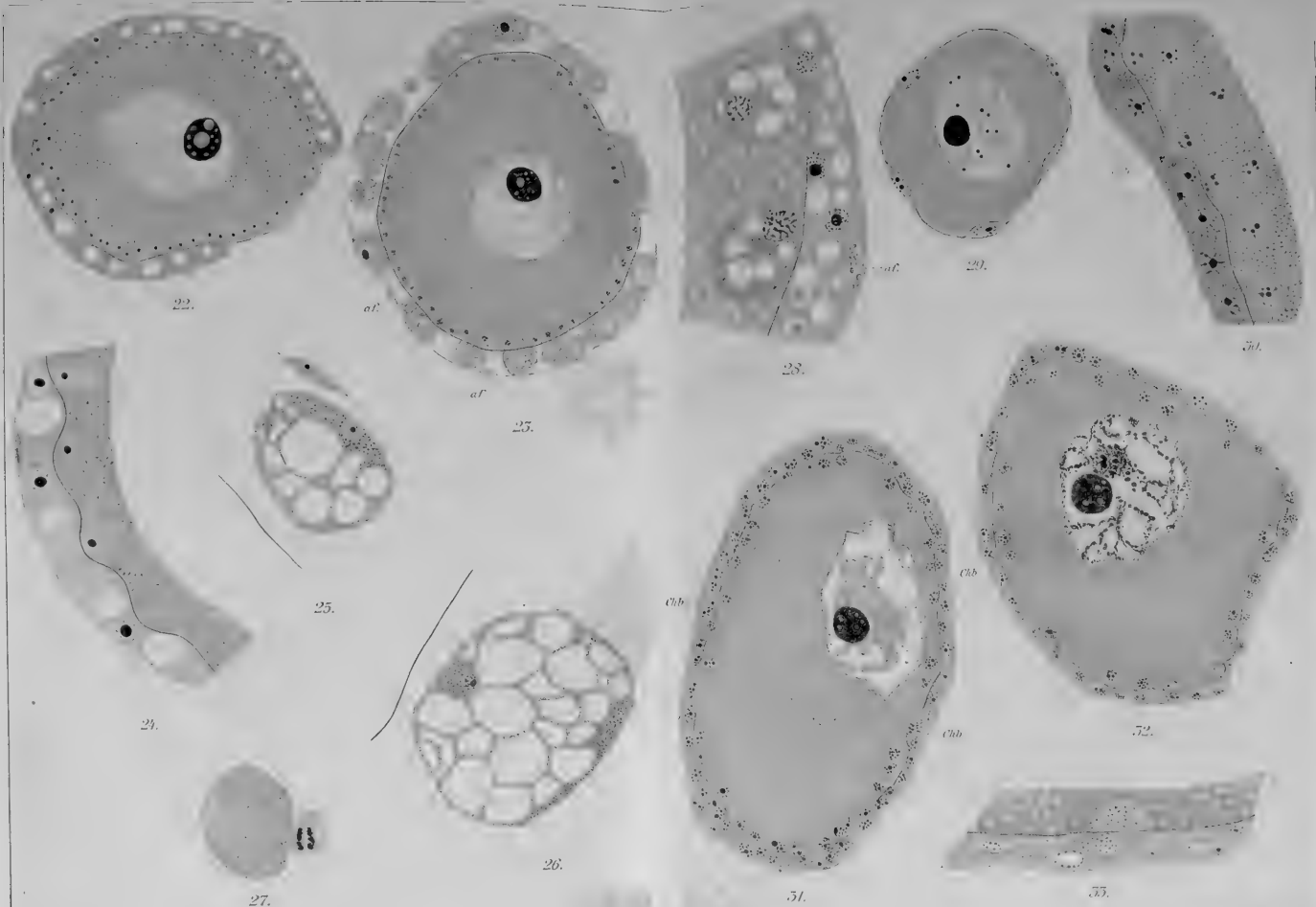






Fig. 34.

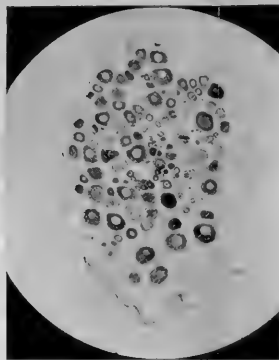


Fig. 36.



Fig. 38.



Fig. 35.

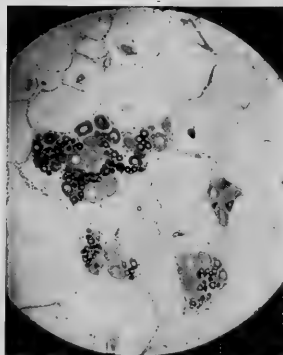


Fig. 37.



Fig. 39.

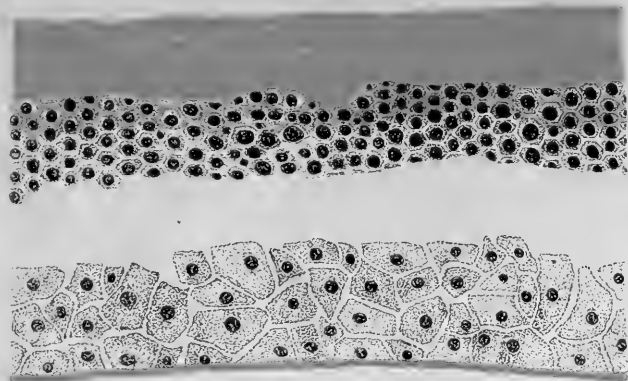


Fig. 1.

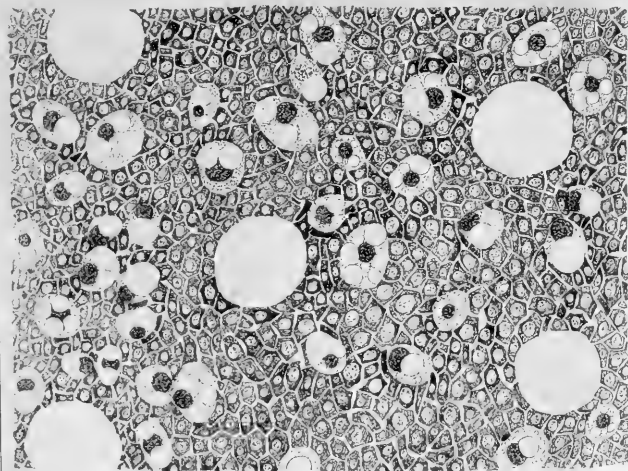


Fig. 2.

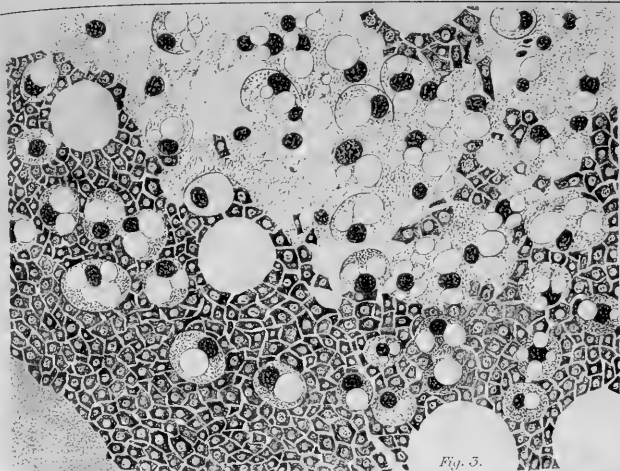


Fig. 3.

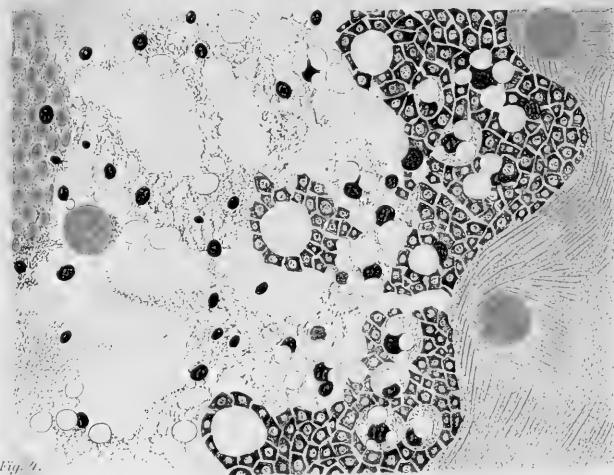


Fig. 4.



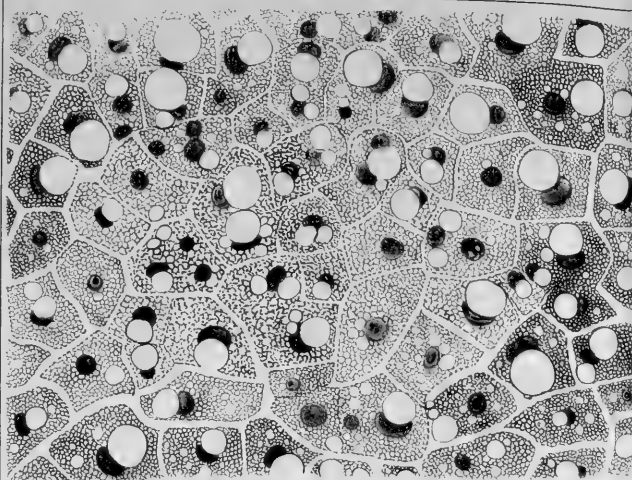


Fig. 5.

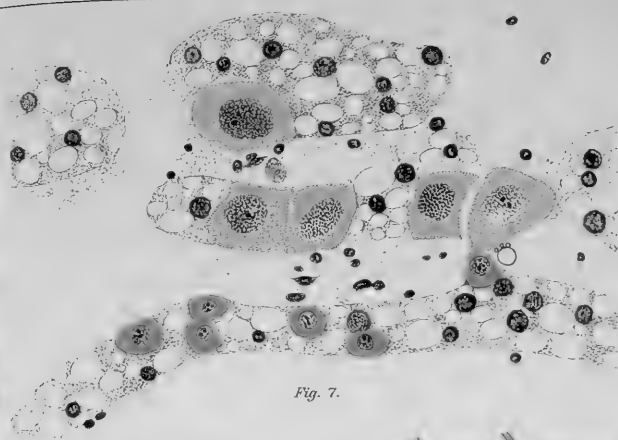


Fig. 7.

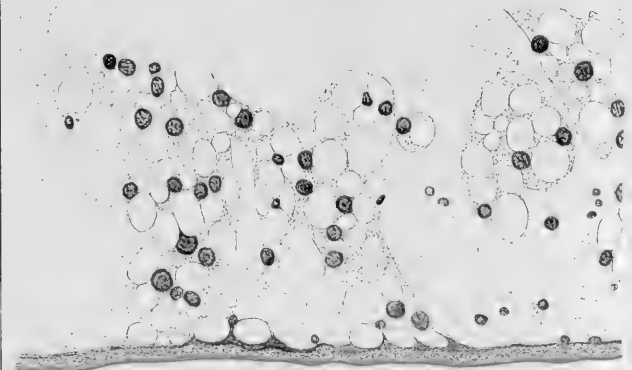


Fig. 6.

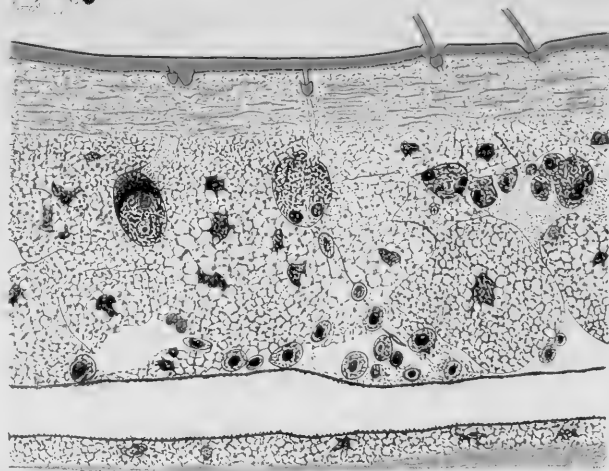


Fig. 8.

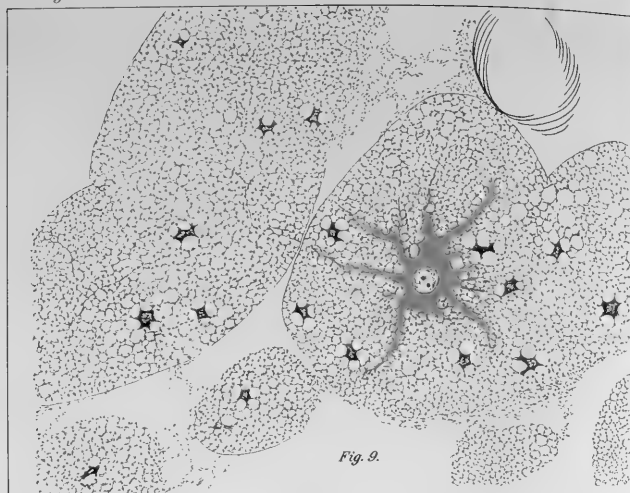


Fig. 9.



Fig. 10.

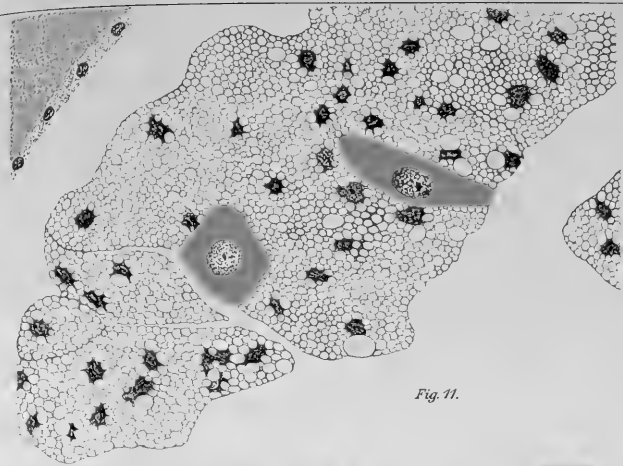


Fig. 11.

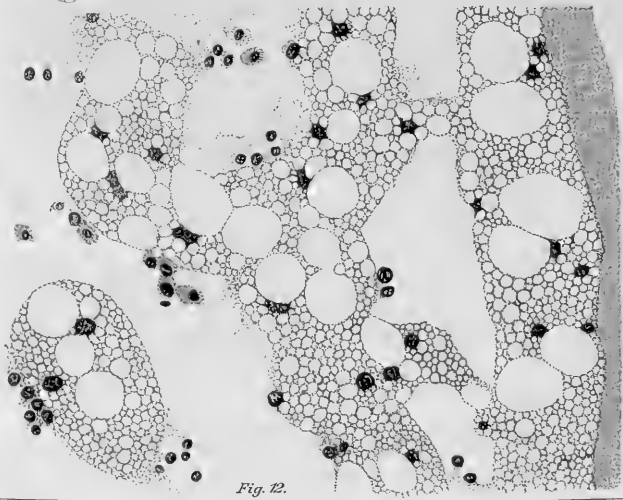


Fig. 12.

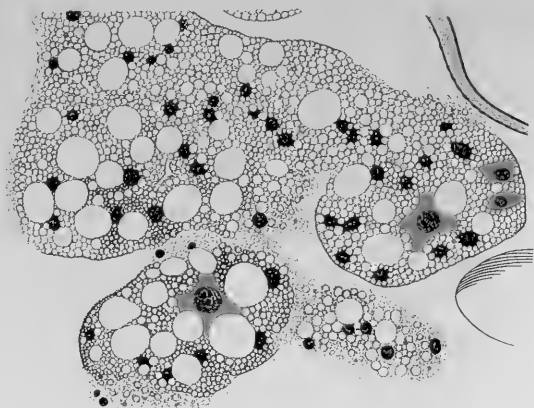


Fig. 13.

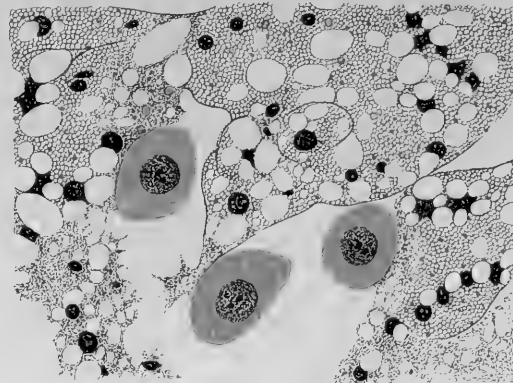


Fig. 15.

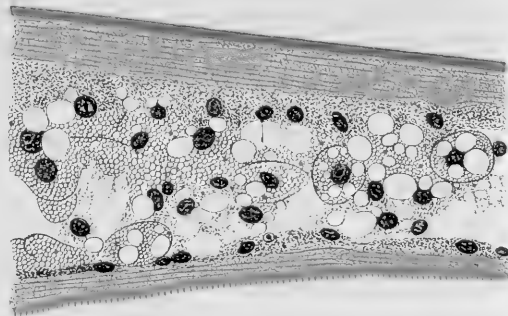


Fig. 14.

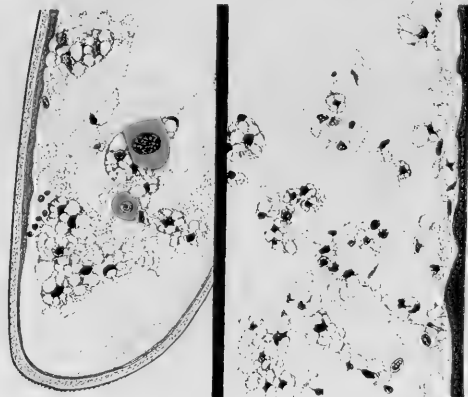


Fig. 16.

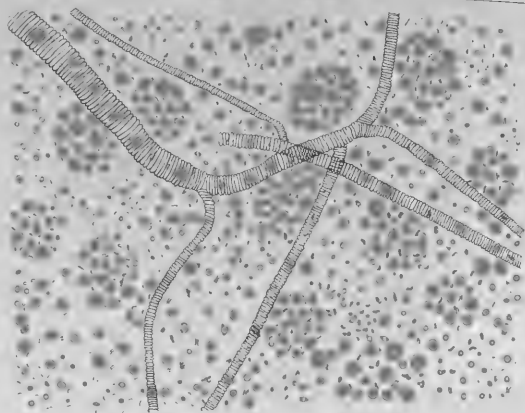


Fig. 17.



Fig. 19.

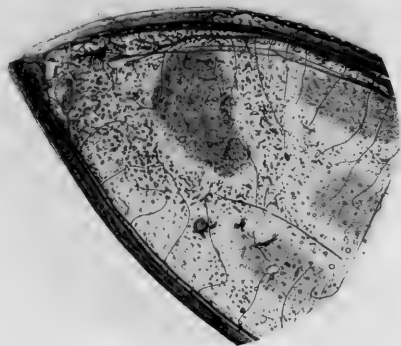


Fig. 18.

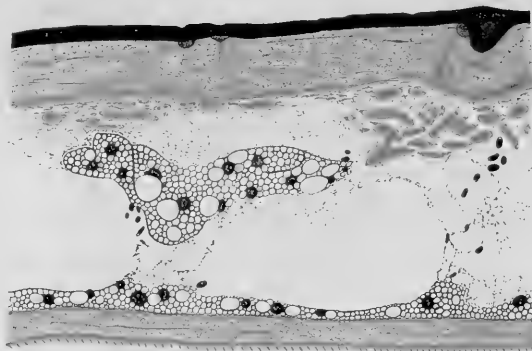


Fig. 21.



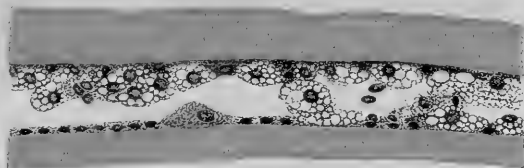


Fig. 21.



Fig. 22.

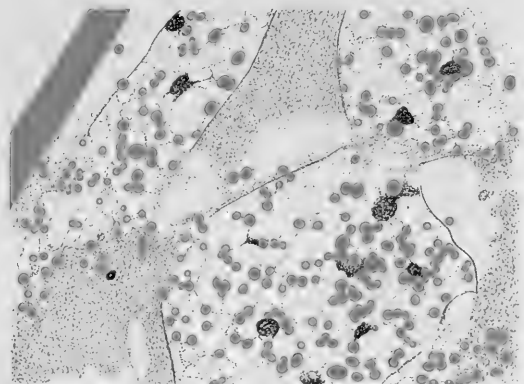


Fig. 23.

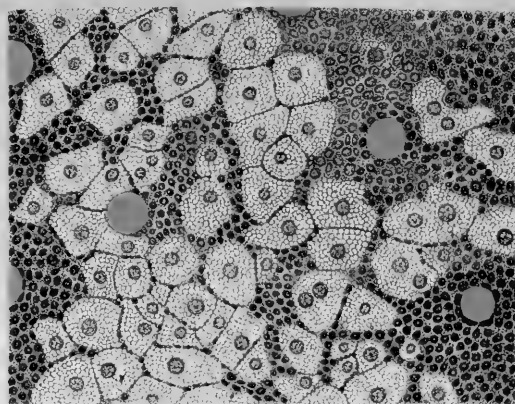


Fig. 24.

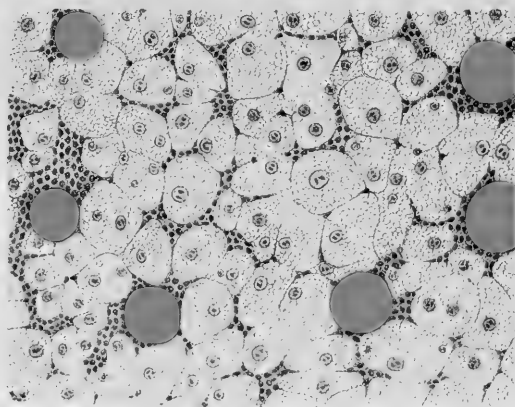
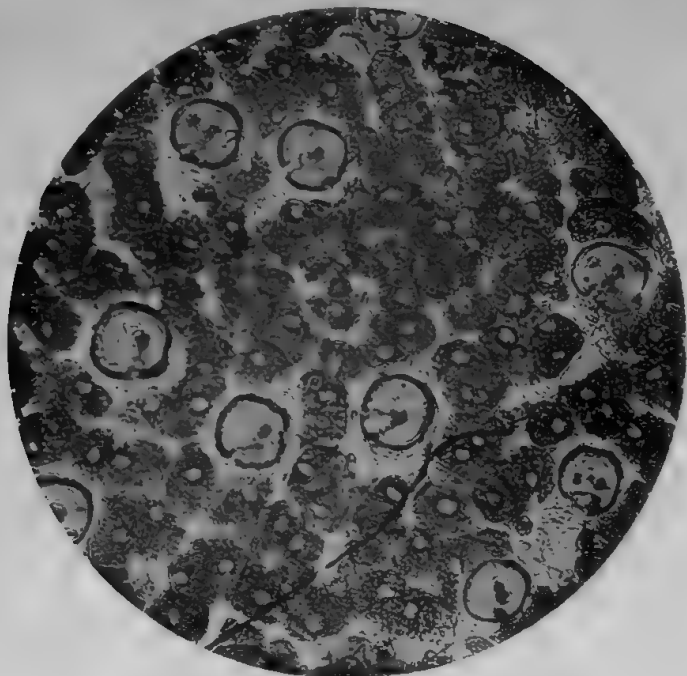
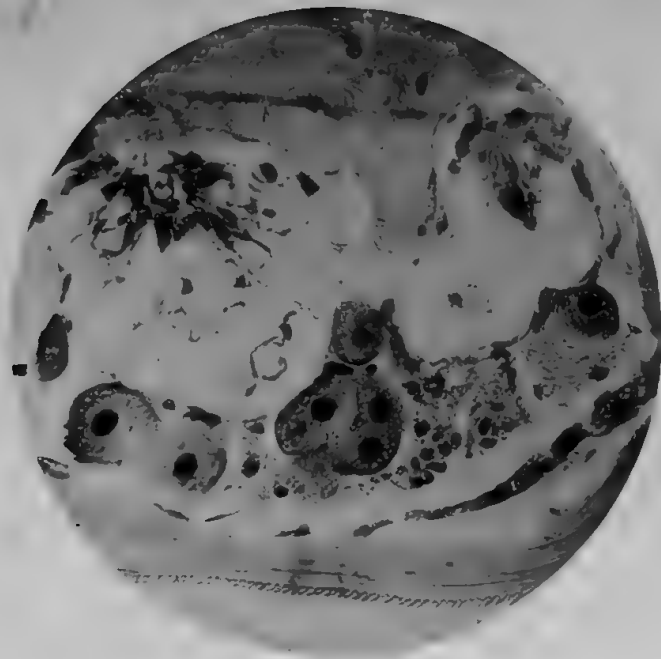


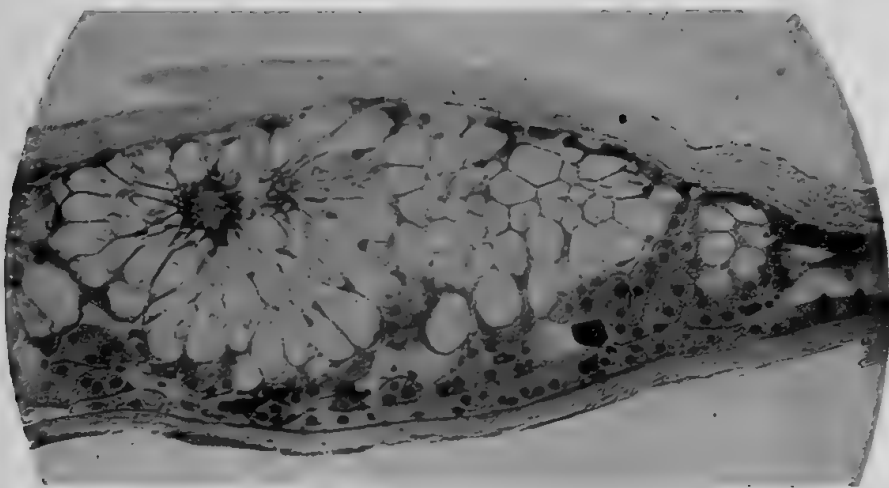
Fig. 25.



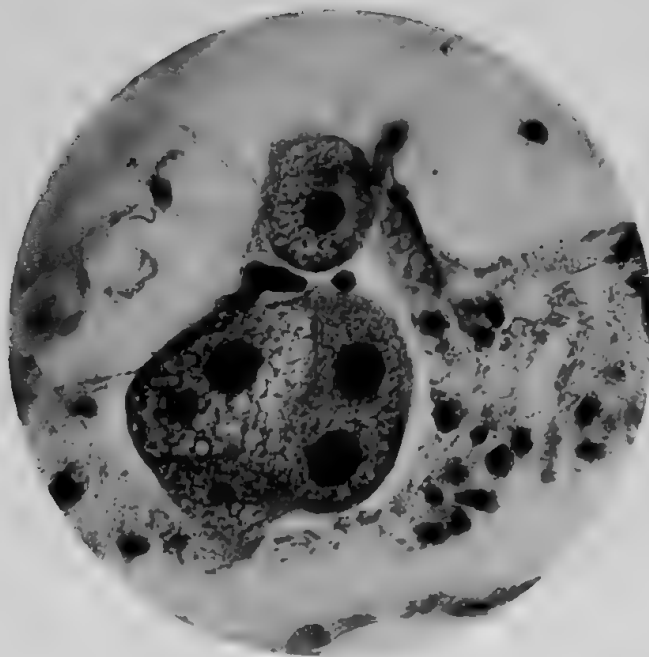
26



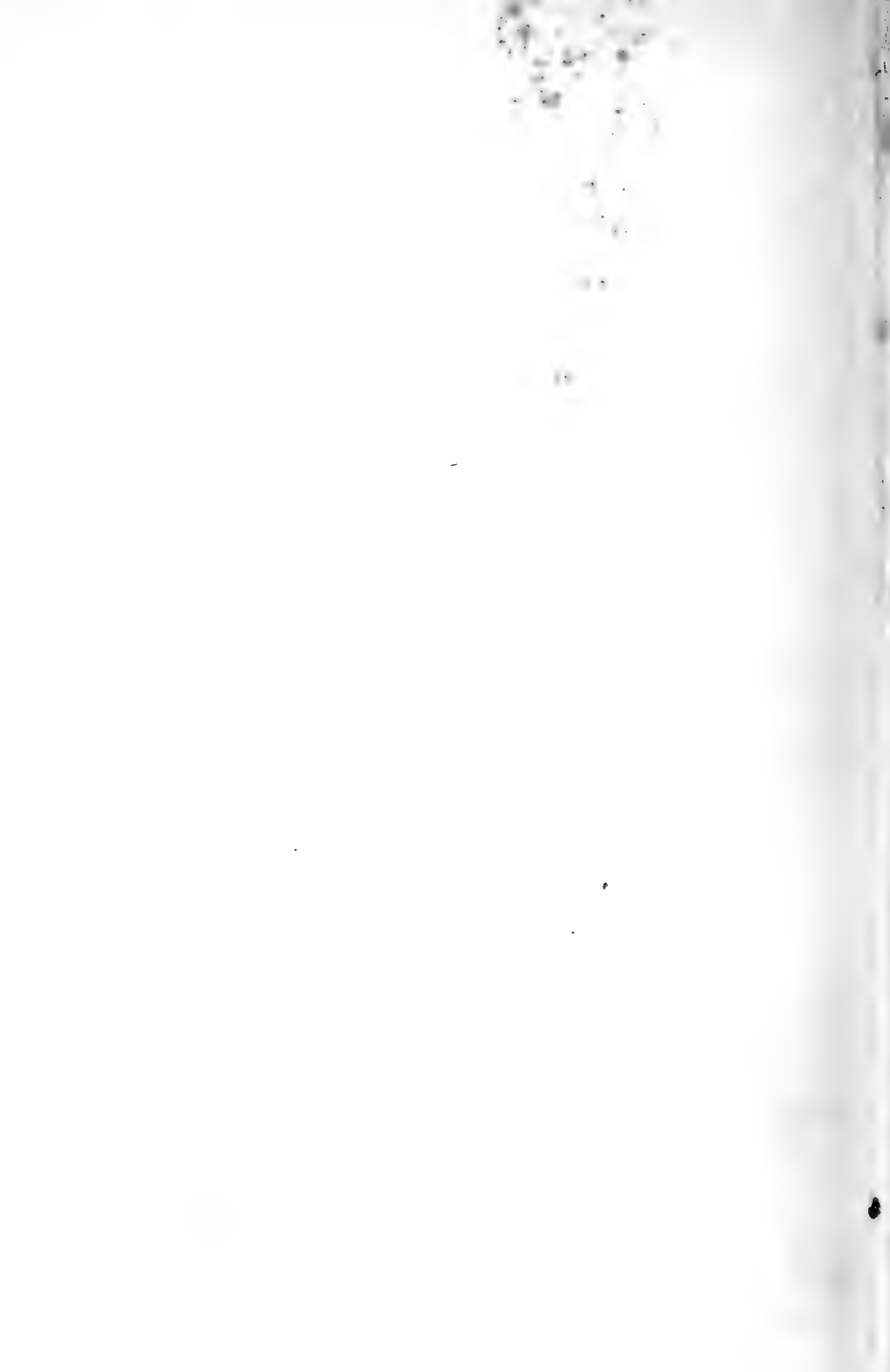
28



27



29



*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Das thoracale bitympanale Organ einer Gruppe der Lepidoptera Heterocera.

Von

Friedrich Eggers.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Dorpat.)

Mit Tafel 20—24 und 6 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
A. Einleitung	274
B. Methodik und Material	281
C. Verbreitung des Organs	283
D. Allgemeine Topographie	285
E. Vergleichende Morphologie	293
I. Teil. Vergleichende Anatomie	293
a) Die Tympanalgruben mit dem echten Trommelfell	293
b) Die Gegen-Tympanalgruben mit dem Gegentrommelfell	298
c) Die Elemente der Tympanalblase	303
II. Teil. Vergleichende Histologie	309
a) Der chordotonale Strang	309
b) Aus der Entwicklung des Chordotonalstranges	322
c) Entwicklung des Trommelfells	331
F. Funktion	336
G. Material zu vorstehenden Untersuchungen	340
H. Verzeichnis der untersuchten Arten	361

A. Einleitung.

In einer vorläufigen Mitteilung (1911) habe ich die kurze Beschreibung eines bei Noctuiden gefundenen tympanalen Sinnesapparats gegeben, welches mit derselben Sicherheit als Gehörorgan aufzufassen ist wie das entsprechende Organ der Acridier, mit dem es in vielen Beziehungen übereinstimmt. Nunmehr will ich die endgültigen Ergebnisse meiner Untersuchungen in dieser Arbeit bekannt geben. Zunächst habe ich auf alle Angaben der Literatur hinzuweisen, die sich auf Gehörorgane bei Lepidopteren beziehen, obgleich die Mehrzahl dieser meist kurzen Notizen sich jetzt als irrig erwiesen hat. Als Gehörorgane bei Lepidopteren kamen und kommen auch jetzt noch vor allem tympanale oder allenfalls chordotonale Organe in Betracht, wobei als gemeinsames Charakteristikum dieser beiden Organtypen das Vorhandensein scolopoferer (stiftchenenthaltender) Sinneszellen gilt. Derartige scolopofere Sinneszellen sind bei Lepidopteren mit Sicherheit bisher nur in den von VOGEL an der Flügelwurzel beschriebenen chordotonalen Organen bekannt geworden und an den von v. KENNEL und mir beschriebenen tympanalen Organen des Abdomens resp. Thorax zahlreicher Lepidopterenfamilien. Nur der Vollständigkeit wegen will ich hier diejenigen Hautsinnesorgane der Lepidopteren nennen, die bisher als chordotonale Organe aufgefaßt wurden, es jedoch nicht sind, da sie keine stiftchenenthaltende Sinneszellen besitzen.

So waren durch Hicks bei den meisten Insecten und auch bei Lepidopteren (*Bombyx*, *Noctua*) an der Flügelwurzel Sinnespapillen gefunden worden, die späterhin GRABER (1882, p. 601) nach eigenen Befunden (bei *Bombyx*) zu den sog. „poriferen Vorkommnissen“ rechnete. Entsprechend der Deutung als Hörorgane, die GRABER seinerzeit sämtlichen Chordotonalorganen und ausdrücklich auch den „poriferen Vorkommnissen“ zusprach (p. 65), mußte demgemäß das Gehör dieser Lepidopteren in die Flügelbasis verlegt werden. Daß die „poriferen Vorkommnisse“ der Insecten durchaus nicht stets Chordotonalorgane sein müssen, wie GRABER annahm, wurde bald darauf von LEE (1885) bei Dipteren nachgewiesen. — Zwei Dezennien später beschrieb GÜNTHER (1901) am Schmetterlingsflügel gewisse „Sinneskuppeln“, die er den von HICKS und GRABER beschriebenen Gebilden gleichsetzte und als Gehörorgane deutete. Späterhin wurden von FREILING (1909) an entsprechenden Sinneskuppeln tatsächlich stiftähnliche Nervenendigungen gefunden. Der

interessante Befund wurde von VOGEL (1911) bestätigt. In der Deutung der Funktion dieser Organe kann ich einen prinzipiellen Gegensatz zwischen den Anschauungen FREILING's und VOGEL's nicht finden. Beide weisen auf die Ähnlichkeit dieser Gebilde mit den auf Halteren der Dipteren gelegenen Papillenformen hin und denken an eine Funktion des Gleichgewichts im Fluge, wie sie bei Dipteren von WEINLAND (1891) angenommen wurde. Nur daß der physiologische Vorgang in den Sinneskuppeln nach der Art des Aneroidbarometers vorzustellen sei, diese Anschauung FREILING's wird von VOGEL zurückgewiesen. Diese Organe sind demnach aus der Reihe der als Hörorgane in Betracht kommenden auszuschalten.

Ein weiteres Organ, das früher und zum Teil auch noch jetzt als Gehörorgan aufgefaßt wird, ist das sog. JOHNSTON'sche Organ am 2. Antennenglied vieler Insecten. Es ist nahezu in allen Insectenordnungen und auch bei Lepidopteren (Tagfaltern) nachgewiesen worden. CHILD fand es bei *Epinephele*, BERLESE bei *Pieris* und *Satyrus*. Dieses Sinnesorgan hat viele Beziehungen zu den Chordotonalorganen: es ist ein strangartiges, innen an die Integumentflächen des 2. Fühlergliedes geheftetes Gebilde, dessen Sinneszellen durch das Vorhandensein von Stäbchen charakterisiert sind. In der letzten Arbeit über das JOHNSTON'sche Organ von CHILD (1894) will der Autor auch die Gegenwart von Stiftchen (bei *Musca*) konstatiert haben; leider sind seither genauere Angaben darüber nicht bekannt geworden. Im Handbuch von BERLESE ist zwar noch eine kurze Beschreibung des JOHNSTON'schen Organs zum Teil auf Grund eigener Untersuchungen des Verfassers gegeben. Die klaren Abbildungen lassen die Ähnlichkeit mit Chordotonalorganen bezüglich des histologischen Gefüges nicht verkennen, ob aber diejenigen zur Sinneszelle gehörigen Gebilde, die BERLESE als „corpi scolopali“ bezeichnet, wirklich den Stiften richtiger Chordotonalorgane entsprechen, darf wohl nicht als entschieden gelten. Das JOHNSTON'sche Organ ist von seinem Entdecker JOHNSTON sowohl als auch von seinem späteren Bearbeiter A. M. MAYER für ein Gehörorgan gehalten worden. Nach CHILD ist die Funktion des JOHNSTON'schen Organs im allgemeinen ursprünglich die Empfindung von Tastreizen; „es kann aber auch bei weiterer Entwicklung zur Empfindung von Schallschwingungen dienen“. Hierzu möchte ich noch bemerken, daß das JOHNSTON'sche Organ nicht bei solchen Arten, z. B. *Locusta*, nachgewiesen ist, die ein richtiges, tympanales Gehörorgan bereits besitzen.

Das Verdienst, neuerdings fraglose chordotonale Organe bei

Lepidopteren und zwar in der Basis der Flügel gefunden zu haben, gebührt RICHARD VOGEL (1912), der nun feststellte, daß Sinneskuppeln und stiftenthaltende Apparate von typischer Ausbildung nebeneinander am Flügel vorzukommen pflegen. Die von VOGEL beschriebenen chordotonalen Organe bestehen aus einem mehr oder minder breiten Strang lang ausgezogener Epithelzellen, darunter scolopoferer Sinneszellen, die von den übrigen gestützt und umhüllt werden. Mit seinen beiden Enden heftet sich der Strang oberseits und unterseits an die einander gegenüberliegenden Integumentflächen des Flügels an und ist innerhalb der Flügelwurzel in größerem oder geringerem Umfange von einer Tracheenblase umhüllt, deren Wand dem Strange dicht anliegt. Als Funktion dieser Chordotonalorgane nimmt VOGEL das Gehör an. Er glaubt sich darin auf die von STOBBE veranstalteten Versuche stützen zu dürfen, der Gehörsinn bei vielen Lepidopteren (besonders Noctuiden) nachwies. VOGEL schreibt (sich einer brieflich mitgeteilten Ansicht STOBBE's anschließend): „Besonders die Befunde bei den Satyriden, wo es zur Ausbildung eines deutlichen Trommelfells, großer Tracheenblasen und anderer Hilfseinrichtungen kommt, lassen auch mich vermuten, daß wir hier wenigstens schallperzipierende Organe vor uns haben“.

Neben diesen Chordotonalorganen bestehen nun aber bei Lepidopteren weit kompliziertere tympanale Sinnesapparate, bei einigen Familien am Abdomen, bei anderen am Thorax gelegen. Unter sich sind die abdominalen von den thoracalen Organen weitgehend verschieden. Über die abdominalen Organe der Spanner und Zünsler hat v. KENNEL (1912) in einer vorläufigen Mitteilung eine genauere Beschreibung gegeben, während ich meinerseits das thoracale Organ der Noctuiden und einiger verwandten Familien in Bearbeitung genommen hatte (Vorl. Mitt. 1911). Die äußerlich auffallenden Gebilde, sowohl bei Spannern als auch bei Noctuiden, sind bereits früher von mehreren Autoren bemerkt worden; es ist mir aber keinerlei Beschreibung zu Gesicht gekommen, die auch nur in den Hauptzügen den Tatbestand deckt. Die meisten Autoren haben nicht viel mehr als die grubenförmigen Einsenkungen vorn an den Seiten des Abdomens gesehen. Der Nervenendapparat: der chordotonale Strang, der an die Mitte eines Trommelfells herantritt und nach dessen Auffindung überhaupt erst von einem Sinnesorgan die Rede sein durfte, blieb völlig unbemerkt. Die Mehrzahl kurzer Notizen, die über diese Organe berichten, finde ich von KUSNEZOW

(1905) in einem kurzen Referat in dankenswerter Weise gesammelt. Es sind daselbst genannt: GUENÉE, SWINTON (1877), MINOT (1882, 85), SHARP (1899), PETERSEN (1904) und JORDAN (1905). Ich will hier nur diejenigen Angaben herausgreifen, die auf das Noctuidenorgan Bezug haben, da das abdominale Organ der Geometriden durch v. KENNEL bearbeitet wird.¹⁾

Zunächst hat SWINTON, außer der von KUSNEZOW zitierten Abhandlung, noch ein zweitesmal (1880) eine Beschreibung des Organs gegeben, und es ist diese, in die ich Einblick nehmen konnte. Leider macht die unklare und unwissenschaftliche Darstellungsweise es schwer, sich in der Arbeit zurechtzufinden und festzustellen, was denn der Autor eigentlich gesehen: das mag auch der Grund sein, warum seine Beobachtungen in der Literatur so gut wie gar keine Berücksichtigung erfahren haben. Mit Hilfe der mangelhaften Abbildungen läßt sich zwar rekonstruieren, daß in der Hauptsache wirklich existierende Bestandteile des Organs beschrieben werden, und ein wertvoller Fund war fraglos die Feststellung eines Trommelfelles, die um so mehr verdient hervorgehoben zu werden, als in neuerer Zeit namhaftere Forscher mit besseren optischen Hilfsmitteln es vollständig übersehen konnten. Dagegen hat u. a. die Beschreibung des Nervenendapparats, wo das Vorhandensein der MÜLLER'schen Wasserblase und des SIEBOLD'schen häutigen Labyrinths konstatiert wird, eines Gebildes, das sich schon bei Acridiern längst als imaginär erwiesen, mit den wirklichen Verhältnissen nichts zu schaffen. Den chordotonalen Strang, der an die Mitte des Trommelfelles herantritt, also die Hauptsache, hat SWINTON jedenfalls nicht gesehen. In sehr viel neueren Arbeiten SWINTON's finde ich das Organ noch zweimal (1908 u. 10) kurz erwähnt; doch verschärfen diese Notizen nur die bestehende Unklarheit, weil beide Male das im Thorax befindliche Organ ins Abdomen versetzt wird.

Nach SWINTON wird das Organ bald darauf (1882) auch von MINOT erwähnt, in einer vergleichenden Studie über Gehörorgane sämtlicher Tierordnungen und dann noch ein zweites Mal (1885), unter Hinweis auf SWINTON, in einer anatomischen Beschreibung von *Aletia argillacea*. Beide Arbeiten waren mir nur durch Referate zugänglich.

1) Die Ansicht, daß die grubenförmigen Einsenkungen am 1. und 2. Abdominalsegment bei Geometriden ein Hörorgan bergen, ist besonders von PETERSEN wiederholt ausgesprochen worden.

Neuerdings bringt dann JORDAN (1905) eine Notiz über das Organ der Spanner, das er als abdominales Sinnesorgan bezeichnet und wo auch die Gebilde bei Noctuiden und Agaristiden erwähnt werden. Eine eingehende Beschreibung wird uns nicht geboten, JORDAN hat nicht viel mehr als die grubenartigen Vertiefungen an der Basis des Abdomens gesehen und erwähnt sie bei einer größeren Anzahl von Lepidopteren. JORDAN kommt zu dem Schluß, daß sich die Lepidopteren bezüglich der Ausbildung des fraglichen Organs nach dreifacher Richtung hin verschieden verhalten, und unterscheidet: 1. Die Gruppe ohne den genannten Apparat (Notodontidae, Ceratocampidae, Saturniidae, Sphingidae, Bombycidae, Cossidae, Aegeriidae, auch alle Rhopalocera). 2. Die Gruppe der Familien, wo die Höhle des Organs unter dem 1. abd. Pleuron verborgen liegt und einen verticalen Eingang besitzt (Hypsidae, Arctiidae, Syntomidae, Noctuidae, Agaristidae u. a.). 3. Die Familien, wo die Höhle unter dem 2. abd. Pleuron verborgen liegt (Geometridae, Uraniidae u. a.). Eine derartige Dreiteilung, an deren Verwertung für die Systematik JORDAN vielleicht nicht gedacht, hätte vieles für sich anzuführen, sobald die Homologie der in gleichen Segmenten gelegenen Organe nachgewiesen wäre. Dazu bedarf es jedoch einer sorgfältigen Kenntnis des morphologischen Aufbaus der Organe, über die JORDAN nicht verfügte. Wie SWINTON, versetzt auch JORDAN das im Thorax gelegene Organ der Noctuidengruppe (Gruppe 2) ins Abdomen, denn offenbar hält er die großen, median und dorsal im 1. abd. Segment gelegenen Gruben, die nur mittelbar zum Organ gehören und die ich als Gegen-Tympanalgruben bezeichnet habe, für den eigentlichen Sinnesapparat. In einigen Fällen treten die Gegen-Tympanalgruben weniger hervor, wie z. B. bei den Notodontiden, und es ist vielleicht dies der Grund, warum JORDAN diesen letzteren das Organ abspricht, das ich in dieser Familie regelmäßig sehr schön ausgebildet vorfand. Im übrigen ist seine Einteilung richtig. In einem der folgenden Abschnitte (S. 283), das der Verbreitung des Organs unter den Lepidopteren gewidmet ist, gebe ich an, wie sich die verschiedenen Familien der Schmetterlinge, spez. sämtliche Heterocera, innerhalb einer solchen Dreiteilung verhalten.

Meine eigenen Untersuchungen begann ich, angeregt durch Herrn Prof. v. KENNEL, auf Grund der DEGENER'schen Arbeit. DEGENER (1909) hatte ohne Kenntnis der Arbeiten SWINTON's und JORDAN's, die auch mir erst viel später in die Hände gespielt wurden, seine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf einen großen

Körperwulst zu den Seiten des 1. abdominalen Ringes der Noctuiden gelenkt, den er für ein Sinnesorgan hielt, dessen Haarschuppen möglicherweise als Perceptorien für Schallschwingungen dienlich seien. Diese Auffassung war willkürlich, da eine besondere Innerverierung dieses sog. Organs, die es von anderen Integumentstrecken unterscheiden ließe, nicht vorhanden ist. Die von DEEGENER beschriebenen Sinneszellen unterscheiden sich in keiner Weise von Tastzellen der übrigen Körperbekleidung, und so ist das DEEGENERsche „abdominale Sinnesorgan der Noctuiden“ als selbständiges „Organ“ fallen zu lassen.¹⁾ Die bedeutsameren Teile eines unter jenem Wulste in einer Grube verborgenen tympanalen Sinnesapparats

1) In letzter Zeit ist die DEEGENER'sche Arbeit mehrfach in einer Weise zitiert worden, die nur geeignet ist, deren eigentlichen Resultate zu verschleiern. So schreibt STOBBE (p. 100): „Die abdominalen Sinnesorgane der Noctuiden wurden bereits von SWINTON, unter Hinweis auf die Ähnlichkeit mit den entsprechenden Organen der Acridier, mit größter Sicherheit als Gehörorgane angesprochen und auch DEEGENER hielt diese Deutung auf Grund seiner Untersuchungen über den Bau des Organs für zulässig.“ . . . Dieser Satz kann zu arger Verwirrung Anlaß geben. De facto haben SWINTON und DEEGENER grundverschiedene Dinge bearbeitet. SWINTON hatte das thoracale Tympanalorgan im Auge, aus grobem Versehen versetzte er es ins Abdomen, konnte aber immerhin mit einiger Berechtigung von einem Hörorgan sprechen. DEEGENER dagegen hatte ein recht belangloses Anhängsel des tympanalen Organs, einen Bestandteil desselben, der bei manchen Arten gar nicht vorhanden ist (den er selbst auch nicht gefunden, der vielmehr TETENS aufgefallen war), in Bearbeitung genommen und als besonderes „abdominales Sinnesorgan“ beschrieben (in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., 1909). Dieses angebliche Organ bezüglich seiner Beschaffenheit für ein Hörorgan zu halten, lag auch nicht der Schatten eines Grundes vor (vgl. dazu die Kritik von v. KENNEL, in: Zool. Anz., Vol. 39, 1912, p. 169). Diese richtige Beurteilung der DEEGENER'schen Resultate muß ich auch KRÜGER (in: Zool. Anz., Vol. 41, 1913) entgegenhalten. Letzterer schreibt p. 506 (über Schallblasen): „Das eine Organ, das als Blase an den Seiten des Metathorax beschrieben wurde, scheidet aus der Reihe der tonerzeugenden Apparate aus, da es bei seiner Wiederentdeckung durch DEEGENER und seiner genaueren Untersuchung durch EGGERS als Gehörorgan erkannt wurde.“ Dem entgegen muß ich nochmals wiederholen: Niemals hat DEEGENER am Metathorax ein Organ entdeckt. Auch das vermeintliche, am Abdomen befindliche Sinnesorgan, das nicht eine Blase, sondern ein Körperwulst ist, hat DEEGENER nur beschrieben, TETENS hatte es entdeckt, und zudem hat sich's späterhin erwiesen, daß es gar kein selbständiges Organ sei. Endlich ist mir aus der Literatur nur bei der Gattung *Setina*, durch GUENÉE, die Beschreibung einer Schallblase

waren DEEGENER entgangen. Eine eingehendere Untersuchung jener Körperstellen führte mich zur Klärung des Sachverhalts: ich fand am Thorax beiderseits 2 Trommelfelle, davon eins mit herantretenden chordotonalen Strang, und gab (1911) die erwähnte vorläufige Beschreibung des komplizierten Gebildes. Eine gleichzeitige Nachprüfung der DEEGENER'schen Arbeit durch STOBBE (1911) ließ diesen Autor das tympanale Organ am Thorax nicht finden; immerhin konnte aber auch STOBBE feststellen, daß der abdominale Wulst ein Sinnesorgan nicht sei. Die Arbeit STOBBE's ist aber in anderer Hinsicht von Interesse. Obgleich STOBBE von einem Gehörorgan bei Noctuiden nichts wußte, konstatierte er doch auf Grund physiologischer Experimente, daß eine Reihe von Lepidopteren und speziell Noctuiden ein ausgesprochenes Hörvermögen besitzen. Nach den Angaben STOBBE's reagierten mehrere Versuchstiere, z. B. *Catocala*, fast ausnahmslos ganz prompt auf Quietschtöne, wie sie durch das Ziehen eines Korks entlang einem angefeuchteten Glase entstehen. Andere Geräusche und Töne, durch Klopfen, Pfeifen, Streichen einer Violine hervorgerufen, ließen die Tiere teilnahmslos. Dagegen reagierten manche Tiere auch auf hohe Quietschtöne, nachdem ihnen das „abdominale Sinnesorgan“ DEEGENER's mit Butter verschmiert oder die Flügel abgeschnitten waren. Daß eine Verklebung des vermeintlichen abdominalen Sinnesorganes keine Veränderung im Benehmen der Tiere hervorrief, wird nicht wundernehmen. Und da ferner STOBBE (VOGEL gegenüber, s. d., 1912, p. 240) es für wahrscheinlich erachtet, daß bei seinen Operationen die an der Wurzel der Flügel befindlichen Chordotonalorgane nicht mit entfernt wurden, so darf diesen Versuchen zur Eruierung der Lage des Hörorgans nicht viel Gewicht beigemessen werden. Auch ohne dies dürften die beiden unabhängigen Forschungsergebnisse, wie sie in dieser Form wohl selten zusammentreffen: einerseits die Feststellung des Hörvermögens, andererseits der Fund eines zum Hören geeigneten Organs, in überzeugender Weise ineinandergreifen, und wir werden schwerlich fehl gehen, wenn wir das tympanale Organ der Noctuiden für das Ohr dieser Tiere erklären, um so mehr, als die Konstruktion des Organs, wie ich zeigen werde, große prinzipielle Überein-

am Metathorax bekannt geworden, die aber unmöglich mit dem von mir gefundenen thoracalen Tympanalorgan identifiziert werden kann und meinen Untersuchungen zufolge getrennt neben einem solchen tympanalen Organ am Metathorax besteht (vgl. Fig. 16).

stimmung zeigt mit den Tympanalorganen der Acridier, die ja wohl als Gehörorgane anerkannt sein dürften.

Andere, ziemlich belanglose Beobachtungen zur Frage des Hörvermögens der Lepidopteren von HAMANN, HEINRICH und ROTHKE (sämtlich 1909) sind von STOBBE besprochen worden, und es erübrigt sich, auf dieselben einzugehen.

Schließlich liegen noch von PETER (1912) Versuche über das Hörvermögen der Lithosiide *Endrosa aurita v. ramosa* vor, nach denen zu urteilen das Gehör bei dieser Art im Geschlechtsleben eine Rolle spielt und nur beim Weibchen beobachtet werden konnte. PETER konnte beobachten, daß auf gewisse, einem Knacken ähnliche Geräusche der Männchen die in geringer Entfernung befindlichen Weibchen mit zitternden Bewegungen des Leibes und meist auch der Flügel reagieren. Das tympanale Organ von *Endrosa v. ramosa* fand ich allerdings in beiden Geschlechtern etwas verschieden gestaltet vor, aber gerade beim Weibchen schien es weniger ausgebildet zu sein (vgl. Fig. 16).

Weitere Arbeiten, außer den aufgezählten, sind mir über Gehör und Gehörorgane bei Lepidopteren nicht bekannt geworden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß mir diese und jene Angabe verborgen geblieben ist, aber die mächtige Fülle entomologischer Literatur kann einen Anspruch auf erschöpfende Kenntnisnahme nicht erheben. Aus dem Werke des bekannten Zoologen ROMANES über geistige Entwicklung im Tierreich (1885, p. 88) entnehme ich, daß auch dieser Autor etwas über Gehörsinn bei Lepidopteren veröffentlicht hat; die betreffende Abhandlung habe ich bisher noch nicht ermitteln können.

Die vorliegende Arbeit ist im Zoologischen Institut der hiesigen Universität unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. J. v. KENNEL ausgeführt worden. Es ist mir Bedürfnis auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer für das Interesse an meinen Arbeiten und die liebenswürdige Unterstützung in allen schwierigen Fragen meinen wärmsten Dank auszusprechen.

B. Methodik und Material.

Das Material zu vorliegenden Untersuchungen habe ich zum größten Teil selbst gesammelt, und nur, wo es sich um Formen handelte, die an Ort und Stelle nicht zu erreichen waren, verschaffte ich mir dieselben durch Kauf und Tausch von Züchtern und Händlern. So wurde es mir möglich, Vertreter der Mehrzahl der Familien,

die das Organ besitzen, histologisch zu untersuchen. Bevor die Falter in die Fixierungsflüssigkeit gebracht wurden, halbierte ich sie längs der Sagittalebene, um das Eindringen auch wässriger Lösungen von Reagentien zu ermöglichen. Zum Konservieren und Fixieren wurden die meisten der üblichen Methoden versucht, keine versagte vollständig, doch waren die Resultate verschieden. Um die nervösen Elemente besonders hervorzuheben, fixierte ich zum Teil nach FLEMMING und HERMANN und muß gestehen, daß mir Präparate, in denen Nervenfasern wirklich sichtbar waren, nur nach diesen Methoden gelangen. In der Hauptsache wurde einfach 10 % Formalin angewandt, dem einige Tropfen Essigsäure hinzugefügt waren. Weil das Formalin die Tiere nicht gut netzte, wurden sie vielfach zuerst einen Augenblick in absoluten Alkohol getaucht und dann ins Formalin übergeführt. Zweckmäßig erwies sich das Formalin auch für makroskopische Untersuchungen, denn die Organteile blieben darin weich und elastisch, die Trommelfelle und der chordotonale Strang zerrissen nicht so leicht beim Präparieren wie in Material aus Osmiumsäure oder absolutem Alkohol. Dagegen wählte ich absoluten Alkohol an, um jüngere Puppenstadien zu fixieren, wo die Gewebe noch so locker zusammenhängen, daß eine Festigung derselben erwünscht war. Weitere Fixierungsflüssigkeiten: Sublimat-Alkohol, Formalin-Chrom-Essigsäure, Platinchlorid-Pikrin-Essigsäure, Sublimat-Pikrinsäure u. a. zeichneten sich durch keinerlei aparte Wirkungsweise aus.

Zu den Färbmethoden möchte ich bemerken, daß es sich ja hauptsächlich um Präparate des chordotonalen Stranges handelte, der genügend dünn war, um Durchfärbung auch mit solchen Farbstoffen vorzunehmen, die sonst nur für Schnitte geeignet sind. Der chordotonale Strang wurde zunächst mittels einer feinen Schere mit dem Trommelfell und dessen Rahmen herauspräpariert und erst nach vollzogener Färbung auf dem Objektträger in Cedernöl mit einer Nadel vollständig isoliert. Diese Manipulationen wurden unter dem binokularen Mikroskop bis zu 60facher Vergrößerung ausgeführt. Nachdem ich anfangs die verschiedenartigsten Färbmethoden versucht hatte, blieb ich später hauptsächlich bei zwei Farbstoffen stehen, die mir die besten Resultate ergaben: Eisenhämatoxylin und Safranin O. Letzteres ist, soweit mir bekannt, für chordotonale Organe noch nicht angewandt worden; ich erhielt jedoch damit, besonders nach Fixierung mit FLEMMING, aber auch mit Formalin, sehr klare und elektive Bilder. Die Methode war die im Lehrbuch von

Stöhr angegebene, nur färbte ich länger und differenzierte stärker, wobei es sich als vorteilhaft erwies, dem zum Differenzieren bestimmten Alkohol ein wenig Salzsäure hinzuzufügen. Die ganze Prozedur kann in 1 Stunde vollendet sein, was auch eine Ersparnis an Zeit der Anwendung des Eisenhämatoxylin gegenüber bedeutet. Auch mit dem von Schön eingeführten Pikronigrosin erhielt ich dazwischen von nervösen Elementen schöne Bilder, doch war die Methode, vielleicht weil ich mich nicht eingearbeitet hatte, in den Resultaten etwas unberechenbar.

Auch das Methylenblauverfahren ist von mir, zum Teil mit gutem Erfolg, angewandt worden. Der anfängliche Versuch, überlebende Stücke des Organs herauszupräparieren, um sie mit Methylenblau zu färben, mißlang, weil es sich als zu schwierig erwies, das Organ in Wasser und nicht wie sonst in Alkohol zu präparieren. Um diesem Mißstand auszuweichen, injizierte ich die Tiere am Abdomen mit Methylenblau und fixierte in molybdänsaurem Ammon nach den Angaben von ZAWARZIN (in: Z. wiss. Zool., Vol. 100, 1912, p. 246). Ich konnte dann in Alkohol präparieren, und gleich das erste Präparat (Fig. 23) war gelungen.

Um feinere Details des chordotonalen Stranges, z. B. die Zahl der Rippen in den Stiften, zu erkennen, mußte auch geschnitten werden, und ich habe mehrere 3- und 4 μ -Querschnitt-Serien des chordotonalen Stranges angefertigt. Am besten gelangen die Schnitte durch das Puppenorgan, wo das weichere Chitin dem Messer weniger Widerstand entgegensetzte.

Auch getrocknetes Material wurde in größerem Umfange untersucht, besonders wenn es sich um seltene oder um exotische Arten handelte, die frisch nicht zu erhalten waren. Es erwies sich, daß auch getrocknete Tiere eine Menge subtiler Details zu erkennen gaben, und bei einiger Übung ließ sich das Organ soweit herauspräparieren, daß auch der chordotonale Strang mitsamt dem Ligament und der Tympanalnerv zu beobachten waren (vgl. Fig. 11 u. 12). Histologische Details sind natürlich an solchem Material nicht zu erkennen. Auch diese Präparate wurden unter dem binokularen Mikroskop hergestellt, das bei diesen Arbeiten ganz unentbehrlich war.

C. Verbreitung des Organs.

Um die Verbreitung des thoracalen Tympanal-Organes unter den Lepidopteren festzustellen, wurden Vertreter fast aller Lepi-

dopteren-Familien, und wenigstens sämtlicher Familien der Heterocera untersucht, bei welcher letzteren das Organ ausschließlich vorkommen scheint. In manchen Heteroceren-Familien stieß ich dabei auch auf das abdominale Organ in Familien, wo es noch nicht bekannt war. Anschließend an die bereits von JORDAN (S. 278) unterschiedenen drei Hauptgruppen resultiert aus meinen Untersuchungen folgende Zusammenstellung: 1. das thoracale Organ ist vorhanden bei den Notodontidae, Thaumetopoeidae, Lymantriidae (excl. *Orgyia* ♀), Noctuidae, Hypenidae, Agaristidae, Nolidae, Cymbidae, Cocytidae, Syntomidae (pro parte?), Arctiidae, Hypsidae und Lithosiidae. 2. Organe am Abdomen, in sehr mannigfacher Ausbildung, kommen vor bei den Brepidae, Geometridae, Uraniidae, Epiplemidae, Pyralidae, den Drepanidae und Cymatophoridae. 3. Nicht gefunden habe ich tympanale Organe bei den Rhopalocera, Castniidae, Sphingidae, Lasiocampidae, Ceratocampidae, Endromididae, Lemoniidae, Saturniidae, Brahmaeidae, Bombycidae, Callidulidae, Thyrididae, Heterogynidae, Zygaenidae, Megalopygidae, Cochlidae, Psychidae, Sesiidae, Cossidae, Hepialidae und den Microlepidoptera mit Ausnahme der Pyralidae. Aus dieser Zusammenstellung bestätigt sich jedenfalls nicht die Vermutung SWINTON's, daß wir mehr Chancen hätten, ein Hörorgan bei jenen Lepidopteren zu finden, die ihre Flugzeit in der Nacht haben, wo ein anderes wichtiges Sinnesorgan, das Auge, in den Hintergrund treten müsse, um dafür dem Ohre Platz zu machen. Die Mehrzahl der Lepidopteren mit tympanalen Organen fliegt am Tage, und unter den Noctuiden, den eigentlichen Nachtfaltern, sind es gerade diejenigen Ausnahmen, die am Tage fliegen, wie *Heliothis* und *Plusia gamma*, welche die höchste Organisationsstufe des Organs erreichen. Bedeutungsvoller scheint mir ein anderer Zusammenhang. Wir finden nämlich mit wenigen Ausnahmen kein tympanales Organ bei Vertretern jener Familien, die nach den bisherigen Forschungen an und für sich keine Tracheenblasen besitzen, wo also nicht bereits vorhandene Tracheenblasen zu einer „Tympanalblase“ umgewandelt werden konnten. In den übrigen Familien sind dagegen auch sonst Tracheenblasen gefunden worden. Nach PETERSEN's Untersuchungen (1900, p. 27), auf die ich mich hier stütze, fehlen Tracheenblasen den Tagfaltern und Microlepidoptera, ferner den Psychidae, Cossidae, Hepialidae und einem Teil der Saturnidae, Bombycidae und Zygaenidae. Vorhanden sind sie dagegen bei den Nycteolidae (= Cymbidae), Lithosiidae, Arctiidae, Liparidae (= Lymantriidae), Drepanidae, Notodontidae, Noctuidae, Geometridae und

Sphingidae, mit Ausnahme der Sphingidae lauter Familien, die auch tympanale Organe haben. Das Fehlen eines tympanalen Organs bei den Sphingidae muß allerdings sehr wundernehmen, zumal wir hier wenigstens bei der einen Gattung *Acherontia* über Lautäußerung sicheren Bescheid wissen.

D. Allgemeine Topographie.

Das Organ gehört zum Metathorax, doch ist auch der erste abdominale Ring in Mitleidenschaft gezogen. Ich halte es der besseren Orientierung wegen für zweckmäßig, der genaueren Beschreibung des Organs eine Beschreibung der Sclerite jener beiden Körperringe voranzuschicken, um so mehr als über das Chitinskelet der Lepidopteren bisher nur sehr Unvollständiges bekannt geworden ist. In dem schönen Handbuch von BERLESE habe ich darüber noch die meisten Angaben vorgefunden, doch ist es nicht leicht, sich dort zurechtzufinden. Im übrigen möchte ich mich an die besondere Terminologie BERLESE'S nicht halten, weil sie sonst nirgendwo angewandt ist, und ich habe mich der üblichen Ausdrücke bedient. Zur allgemeinen Orientierung verweise ich auf meine farbigen Figuren.

In den farbigen Figg. 1—4 sind Metathorax und die beiden ersten Abdominalringe mit dem Organ, soweit es von der Seite zu sehen ist, abgebildet. Auch das Mesoscutellum (*MsSt*) ist miteingezeichnet, ebenso wie in den farbigen Figg. 7—10, die den Thorax etwas schräg von hinten gesehen darstellen. In den letzteren vier Figuren, die das Organ von hinten gesehen zeigen, sind regelmäßig auf der rechten Seite einzelne, noch zum Abdomen gehörige Teile wiedergegeben, nach deren Entfernung am Präparat die zum Thorax gehörigen beiden Trommelfelle (*T* u. *GT*) in der Weise sichtbar würden, wie sie auf der linken Hälfte dieser Figuren zu sehen sind. Ich habe fast ausschließlich Bilder von entschuppten Tieren gegeben, da die Schuppen alle Einzelheiten vollkommen verdecken.

Am Thorax wie auch am Abdomen lassen sich die drei für die Körperringe der Insecten charakteristischen Abschnitte erkennen: Rückenplatte, auch Tergum (AUDOUIN) oder Notum (BURMEISTER) genannt; Seitenstücke oder Pleura¹⁾ und Bauchplatte oder Sternum.

1) Im Anschluß an CRAMPTON gebrauche ich „Pleura“ als Pluralbildung von „Pleuron“. Auch im übrigen möchte ich den Versuch CRAMPTON'S, eine einheitliche Terminologie herbeizuführen, unterstützen;

Das Tergum des Metathorax besteht bei Lepidopteren äußerlich aus zwei Scleriten, dem Metascutum und Metascutellum (Figg. 1—4 *Mtsc* u. *Mtsl*). Das Metascutum ist aus zwei paarigen Stücken zusammengesetzt, die dorsal durch eine schmale Brücke (Fig. 1 u. 4 *Br*) verbunden sind. Während bei Coleopteren das Metascutum aus zwei Hälften besteht, weil es der Länge nach von dem schmalen mittleren Metascutellum durchzogen ist, finden wir bei Lepidopteren den umgekehrten Fall: hier ist es das Mesoscutellum (Fig. 1—4 *MsSl*), welches das Metascutum (Fig. 1—4 *Mtsc*) fast vollständig in zwei symmetrische Hälften spaltet, indem es sich stark nach hinten wölbt. Die schmale Brücke (*Br*), welche beide Hälften des Metascutums verbindet, ist meist äußerlich noch zu sehen, wie bei *Lithosia* (Fig. 4) und *Catocala* (Fig. 1), dagegen wird sie bei *Spilosoma* (Fig. 3) fast vollständig und bei *Phalera* (Fig. 2) vollständig vom aufliegenden Mesoscutellum verdeckt. Hinter dem Metascutum befindet sich ein in der Breitrichtung langgestreckter Sclerit, den ich in Übereinstimmung mit BERLESE als Metascutellum bezeichnen möchte (Fig. 1—4 u. 7—10 *Mtsl*). Zwar finde ich in der fig. 155 KOLBE'S der Noctuide *Agrotis pronuba* L. den entsprechenden Sclerit als Metaphragma bezeichnet. Doch spricht ein besonderer Grund dafür, daß wir hier ein Analogon des Mesoscutellums vor uns haben und also im Sinne AUDOUIN'S mit analogem Namen als Metascutellum bezeichnen müssen. Ein Blick auf die Abbildungen zeigt, wie vom seitlichen Ende des Metascutellums eine am Saume fein geringelte (Fig. 1—4 *L II*) vorspringende Hautfalte aus weicher Cuticula nach vorn zieht, um in die Basis des Hinterflügels überzugehen. Ein ebensolches an seinem Rande fein geringeltes Gebilde (Fig. 2 u. 4 *L I*) wird auch von der unteren, vorderen Ecke des Mesoscutellums entsandt, um in die Basis des Vorderflügels zu münden. Diese beiden Gebilde finde ich nur von BERLESE erwähnt (auch in anderen Insectenordnungen) und als Ligament bezeichnet. Den Namen will ich beibehalten und zwar scheinen mir die fraglichen Gebilde in

z. B. durch Anwendung der Bezeichnung „Tergum“ für die ganze Rückenplatte, dagegen „Tergit“ für einzelne Sclerite derselben. Nur in zwei Bezeichnungen weiche ich von CRAMPTON ab, der sich die gewiß sehr klare Terminologie AUDOUIN'S zur Grundlage nahm. Statt Praescutum und Postscutellum AUDOUIN'S benutze ich die entsprechenden, meiner Meinung nach viel prägnanteren Ausdrücke KIRBY'S, Mesophragma und Metaphragma, die den Ausdruck der Zugehörigkeit zum Endoskelet in sich tragen.

ihrem Rande eine Trachee zu enthalten, begleitet von Bluträumen. Wenn ich dieses „Ligament“ beim ausschlüpfenden Tiere durchschnitt, so quoll Blutflüssigkeit heraus, und der Flügel blieb rudimentär. Aber auch noch bei der Imago habe ich Blutflüssigkeit in diesen Ligamenten pulsieren sehen, wie auch unter den Scleriten, aus denen sie hervortreten. Der mediane Längsschnitt der schematisierten Textfig. A zeigt, daß tatsächlich unter diesen Scleriten, die ich in entsprechender Weise als Meso- und Metascutellum voneinander trenne, abgegrenzte Hohlräume vorhanden sind, die mit Hämolymphe angefüllt sein müssen, was ich durch Punktierung jener Stellen andeute.

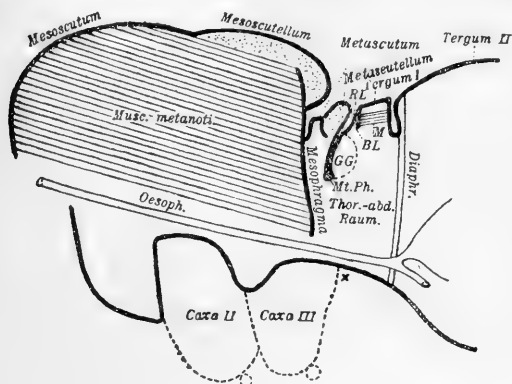


Fig. A.

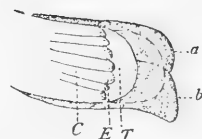


Fig. C.

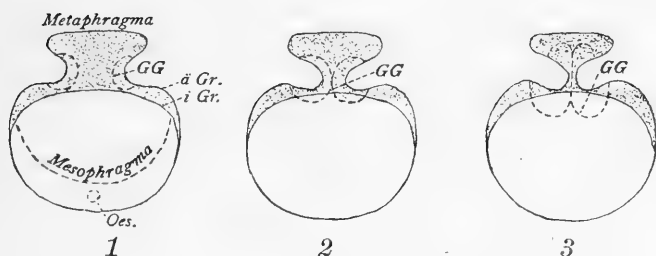


Fig. B.

Fig. A. Medianer Längsschnitt durch *Catocala*. Die unter der Schnittfläche liegenden Fartien sind gestrichelt. Für die beigefügten Buchstaben siehe die Erklärung zu den Tafelfiguren.

Fig. B. Schematische Querschnitte durch 3 verschiedene Arten an der Grenze von Thorax und Abdomen. *ä. Gr.* äußere thoraco-abdominale Grenze. *i. Gr.* innere thoraco-abdominale Grenze. *G. G.* Gegen-Tympanalgruben.

Fig. C. Schema einer (das Trommelfell *T*) deckenden Lamelle, aus den Stücken *a* und *b* bestehend, und einer gezackten Epaulette (*E*), die eine Fältelung der Conjunctiva (*C*) hervorruft. Die gestrichelte Linie deutet die innere Grenze des Trommelfelles an.

Die Textfig. A veranschaulicht auch die Lage der sogenannten endoskeletalen Fortsätze des Metanotums: das Meso- und Metaphragma. Das mächtige, schildförmige Mesophragma (vgl. auch Fig. 7—10 *MPh*) entspringt von oben an der Grenze des Meso- und Metascutellums und dient dem großen Musculus metanoti (LUKS) zur Insertion. Unter dem Mesophragma zwängen sich der Verdauungstractus, die Ganglienkeite und das Rückengefäß hindurch. Als Metaphragma (Textfig. A *MtPh*) bezeichne ich die an der dorsalen Grenze von Thorax und Abdomen ins Innere, in einen großen thoraco-abdominalen Luftraum (im Metathorax und ersten abdominalen Segmente befindlich), vorspringende Leiste. Textfig. B gibt die Gestalt derselben von hinten gesehen wieder. Seiner Entstehung nach ist das Metaphragma wohl zu erklären als Aneinanderlegung und Verschmelzung der aneinandergrenzenden Partien von Metanotum und erstem abdominalen Notum innerhalb der Einkerbung, welche bei vielen Insecten die thoraco-abdominale Grenze kennzeichnet. Nur ist die Aneinanderlegung keine vollständige gewesen, sondern beiderseits ist ein Spalt, eine klaffende Tasche offen gelassen (Textfig. B). Durch die beiden klaffenden Taschen wird die Abgrenzung des Abdomens vom Thorax beiderseits von der Medianebene besonders deutlich. Die Taschen sind bei den meisten Lepidopteren vorhanden, aber dort, wo es zur Ausbildung des Organs kommt, in charakteristischer Weise modifiziert, worauf wir noch zurückkommen werden. Wenden wir uns zunächst den Pleura des Metathorax zu. Wie auch bei anderen Insecten, ist bei Lepidopteren am Metathorax ein vorderes Seitenstück oder Episternum und ein hinteres Seitenstück oder Epimeron vorhanden (Fig. 1—4 *Es* u. *Em*). Vom Tergum sind beide Seitenstücke durch die Gelenkhaut des Hinterflügels (Fig. 1—4 *FlG*) getrennt, die zahlreiche verschiedenartige Gelenkstücke trägt. An der oberen Grenze bildet die Gelenkhaut jene erwähnte vorspringende, als Ligament¹⁾ bezeichnete Hautfalte (Fig. 1—4 *L II*), ein Gebilde, das meist große Schuppen trägt, die von vorn her die seitliche Vertiefung, in der das Trommelfell (*T*) liegt, dachförmig überdecken (vgl. dazu die Figg. 13 u. 14 *L II* eines beschuppten und eines entschuppten Exemplars von *Nola*). Nach unten zu sind die beiden Pleura durch oft fest chitinierte Gelenkhäute mit den Hüften verbunden: das Episternum mit der eigentlichen Hüfte (Fig. 1—4 *Cx*), das Epimeron mit dem

1) In der vorläufigen Mitteilung als „thoracaler Wulst“ bezeichnet.

großen stützenden Haftstück (*SH*) der Hüfte. Noch besser sind die Hüften in den Figg. 7, 8 und 16 (*Cx* u. *SH*) von hinten zu sehen, wo sie im vollen Umfang und noch mit einem Teil des Trochanters (*Tr*) eingezeichnet sind. Die Hüften verdecken in unseren Abbildungen das Sternum, das für uns auch nicht weiter in Betracht kommt.

Die weitgehendsten Modifikationen hat mit Rücksicht auf die Ausbildung des Tympanalorgans das Epimeron erlitten. Sein oberer und hinterer Teil hat sich mehr oder minder nach innen eingebuchtet und ist an seiner tiefsten Stelle in eine zarte Membran umgewandelt — das Trommelfell oder Tympanum (Fig. 1—4 u. 7—10 *T*)¹⁾, an dessen Mitte der chordotonale Strang inseriert.

Der Teil des eingesenkten Epimerons, welcher zwischen der Flügelgelenkhaut und dem Trommelfell liegt und an dieses grenzt, ist zart, weich und oft gefaltet. Ich bezeichne dieses Häutchen als Bindehaut oder *Conjunctiva*.

Gegenüber der Einbuchtung des Epimerons hat sich auch die vordere Wand des ersten abdominalen Pleurons eingesenkt. Auf den Figg. 8 u. 9 ist links stets das Trommelfell (*T*) zu sehen, dagegen rechts die noch nicht wegpräparierte, dem Trommelfell gegenüberliegende Wand des abdominalen Pleurons (*TG* u. *GG*). Beide gegenüberliegenden Einsenkungen der Körperwand bilden zusammen jene grubenförmige Vertiefung, die ich als Tympanalgrube bezeichne, in deren Tiefe das Trommelfell verborgen ist. Die Tympanalgruben (in der vorläufigen Mitteilung als laterale Ohrgruben bezeichnet) sind somit von der Wand des Metathorax sowohl als auch der des ersten abdominalen Segments gebildet und bei den Noctuiden zu beiden Seiten des Körpers schon mit bloßem Auge erkennbar.

Außer dem eigentlichen echten Trommelfell befindet sich am Metathorax noch eine zweite trommelfellähnliche Membran, mehr median und dorsal vom ersteren gelegen. Sie ist auch in der bereits erwähnten Tasche befindlich, die durch Vertiefung der thoraco-abdominalen Grenze an jener Stelle (dorsolateral) entstanden ist, die ich eben als Tympanalgrube bezeichnet habe. Nur liegt sie in der dorso-medianen Abteilung (*GG*), die durch Vorwölbung des abdominalen Pleurons, von der ventralen Partie, die das echte Trommelfell enthält, einigermaßen abgegliedert ist. Ich bezeichne diese Mem-

1) Die Trommelfelle sind in den Figuren meist dunkel gehalten, weil man durch dieselben hindurch in die dunkle Tympanalblase sieht.

bran als Gegentrommelfell (Fig. 8—10 *GT*), weil sie in gleicher Weise wie das eigentliche Trommelfell, mit diesem zusammen, ein und derselben im Metathorax befindlichen Tracheenblase, der Tympanalblase, dicht anliegt, so daß diese letztere mit einer richtigen Trommel verglichen werden kann, die zwei Trommelfelle hat. Prinzipiell unterscheidet sich das Gegentrommelfell von dem echten Trommelfell dadurch, daß es in keiner Weise mit dem Nervenendapparat in Verbindung steht und wohl nur als Resonanzmembran aufzufassen ist. Die Textfig. B veranschaulicht in drei Stadien 1—3 die fortschreitende Vertiefung dieser Taschen (*GG*, gestrichelte Linie), die sich zuletzt in der Medianebene (3) berühren. Ferner hat sich die hintere, dem Abdomen zugehörige Wand des Spaltes (die vordere thoracale Wand bildet das Gegentrommelfell) meist sehr stark konvex nach innen eingesenkt und bildet beiderseits zwei halbkugelige oder eiförmige Gruben, die das Gegentrommelfell (*GT*) von hinten überwölben. Ich bezeichne diese obere, oft modifizierte Abteilung der Tympanalgruben als Gegen-Tympanalgruben (Fig. 8—10 *GG*; in der vorläufigen Mitteilung als mediane Ohrgruben bezeichnet). Sie erreichen oft eine bedeutende Größe und berühren sich dann gegenseitig in der Medianebene. Zusammen mit dem Metaphragma (Textfig. A) ragen sie in den erwähnten thoraco-abdominalen Luftraum hinein. Die Lagebeziehungen der Tympanalgruben werden auch in Fig. E, S. 306, veranschaulicht.

Das erste abdominale Segment hat außer durch die Beteiligung an den beiden Tympanalgruben noch sonst einige Umänderungen erfahren, auf die ich hier eingehen möchte. Wie schon erwähnt, ist der Hinterrand des Metanotums und der Vorderrand des 1. abdominalen Tergums, also die Partie, die ursprünglich der Gelenkhaut beider Körperringe angehörte, zum festen Metaphragma verschmolzen. Eine Bewegung des Hinterleibes gegen den Thorax ist also an dieser Stelle nicht möglich. Sie erfolgt etwas weiter hinten im ersten Hinterleibsringe selbst, indem das Tergum dieses Segments entweder teilweise oder fast vollständig weichhäutig wurde. Die weichhäutigen Partien sind in Fig. 1—4 *Tg I* weißlich gezeichnet. Die Krümmungen und Bewegungen des Hinterleibes werden in der Hauptsache durch den dorsalen Längsmuskel des ersten abdominalen Ringes ausgeführt (Textfig. A *M*). Der Muskel hat seine vordere Angriffsstelle nicht im Metathorax, sondern an einer bogenförmigen Leiste (Fig. A u. Fig. 7—9 *BL*), einem endoskeletalen Fortsatze des vorderen Teiles des 1. abdominalen Tergums. Die bogenförmige Leiste

ruht mit beiden Enden den Wänden der Gegen-Tympanalgruben auf, einer Bogenbrücke vergleichbar. Die hintere Angriffsstelle des dorsalen Längsmuskels ist in normaler Weise die vertiefte Gelenkhaut des 1. und 2. abdominalen Tergums. Diese Verhältnisse sind noch am besten auf der Textfigur A zu überschauen. Es muß auch hingewiesen werden, daß die bogenförmige Leiste mit dem Thorax durch eine feste, aus dem Vorderrand des 1. abdominalen Tergums gebildete Leiste verbunden ist und dadurch einen kräftigen Halt bekommt. Diese „Randleiste“ (Fig. A *RL*) ist also der zwischen Metascutellum und bogenförmiger Leiste gelegene vordere, schmale Streifen des 1. abdominalen Tergums. Hinter der bogenförmigen Leiste ist das Tergum in mehr oder minderem Umfange weichhäutig, um bei der Kontraktion des Längsmuskels nachgeben zu können; und dieser weichhäutige Teil überwölbt vorn meist die tiefer liegende Randleiste derart, daß sie von außen nicht sichtbar ist. Dem Hinterrande des Metascutellums (oder, was dasselbe ist, dem äußeren Rande des Metaphragmas) anliegend und dessen Kontur folgend, biegt sich die Randleiste beiderseits in den tiefen Spalt des Metaphragmas (oder, anders ausgedrückt, in die Vertiefung der thoraco-abdominalen Grenze) ein (vgl. Textfig. B 1—3), um in die Wand der Gegen-Tympanalgruben überzugehen. Nach hinten grenzt sie an die bogenförmige Leiste, und diese kann auch als hinterer, nach innen umgebogener Rand der Randleiste angesehen werden. Jedenfalls ist so der bogenförmigen Leiste eine genügende Fixierung gegeben, damit sie dem kräftigsten Muskel des Hinterleibes als Angriffsstelle dienen kann.

Zwischen Tergum und Pleuron des 1. abdominalen Segments ist eine gewöhnlich fest chitinierte Rinne (Fig. 1, 3 u. 4 *R*) eingesenkt, die auch bei solchen Arten vorzukommen pflegt, denen das Tympanalorgan fehlt. Die Rinne senkt sich nach vorn zu immer tiefer ein und geht in die Wand der Gegen-Tympanalgruben über, was sich am besten auf den Figg. 7—10 (*R*) veranschaulichen läßt, und führt so als sicherer Weg zu dem äußeren Eingang (Fig. 1 *Eg*) der Gegen-Tympanalgruben. Das 1. abdominale Pleuron ist nur in sehr wenigen Fällen, z. B. bei *Phalera* (Fig. 2 *Pl I*), unverändert geblieben. Außer der Vertiefung seines vorderen Teiles, der an der Bildung der Tympanalgruben beteiligt ist, hat sich im 1. Pleuron meistens noch ein besonderer, hervorstehender Wulst gebildet, der die seitlichen Tympanalgruben von hinten überdeckt und den ich deshalb als Tympanaldeckel bezeichne. Es ist dasselbe Gebilde, das von DEGENER als besonderes Sinnesorgan beschrieben wurde.

In den meisten Fällen wölbt sich der Tympanaldeckel von hinten auch über das 1. abdominale Stigma, das auf diese Weise verdeckt wird; er ist dann zugleich ein „Stigmendeckel“ (Fig. 1 *StD*). Die Bezeichnung „Stigmendeckel“ paßt besonders gut für die zahlreichen Fälle, wo dieses Gebilde so klein ist, daß es eigentlich nur das 1. abdominale Stigma und nicht die Tympanalgrube überwölbt. In anderen Fällen kommt ein oft recht großer Tympanaldeckel vor dem 1. abdominalen Stigma zur Ausbildung, das Stigma liegt dann frei (Fig. 3 *prTD*). Je nachdem der Tympanaldeckel vor oder hinter dem 1. abdominalen Stigma befindlich ist, läßt sich also eine poststigmatische Form (Stigmendeckel) desselben von einer prästigmatischen unterscheiden. Diese Verhältnisse hat STOBBE ganz übersehen, wenn er in seiner Untersuchung des DEGENER'schen „Sinnesorgans“ den Tympanaldeckel von *Arctia*, der prästigmatisch ist, auf den Typus der Noctuide *Scoliopteryx libatrix* zurückführen möchte, wo ein Stigmendeckel zur Ausbildung gelangt. Die genannten Formen des Tympanaldeckels sind entschieden nicht zu homologisieren; ich habe sie auch nie gleichzeitig in ein und derselben Familie vorgefunden. Unzutreffend ist ferner die Auffassung STOBBE's, daß das Organ (gemeint ist wohl nur eine Hautfalte im 1. abdominalen Pleuron) von *Hylophila* (Cymbide) verwandtschaftliche Beziehungen zu dem Cymatophoridenorgan habe. Die Cymbiden und auch *Hylophila* haben ihr tympanales Organ im Thorax; dagegen ist es bei Cymatophoriden (ähnlich wie bei Drepaniden) im Abdomen gelegen, wie Herr Prof. v. KENNEL genauer zeigen wird.

Weitere Bildungsverschiedenheiten im abdominalen Pleuron werden im speziellen Teile zur Sprache gelangen. — Nach unten zu grenzt das Pleuron des 1. abdominalen Ringes an das 1. abdominale Sternum, das stark reduziert, mehr oder weniger mit dem Sternum des 2. abdominalen Ringes (Fig. 1—4 *St II*) verschmolzen ist. Im 2. abdominalen Ring (Fig. 1—4) sind Tergum (*Tg II*), Seitenstück (*Pl II*) und Sternum (*St II*) bereits in normaler Weise ausgebildet.

Die nachfolgenden vergleichend morphologischen Untersuchungen zeigen, daß der Aufbau des thoracalen Tympanalorgans bei allen untersuchten Arten im Prinzip übereinstimmt und mit wenigen Ausnahmen nur in nebensächlichen Charakteren in dem Maße divergiert, als die Formen einander systematisch ferner stehen. Berücksichtigt man noch, daß das Vorkommen dieses Tympanalorgans auf eine vom systematischen Standpunkte gut zu vereinigende Gruppe von Familien beschränkt ist, so darf die Homologie dieses Organs innerhalb seines Verbreitungsgebietes als begründet gelten.

E. Vergleichende Morphologie.

I. Teil. Vergleichende Anatomie.

a) Die Tympanalgruben mit dem echten Trommelfell.

Das Tympanalorgan jeder Körperhälfte ist durch zwei Trommelfelle charakterisiert, das echte, das dem chordotonalen Strang zur Insertion dient, und das Gegentrommelfell. Beide Trommelfelle liegen auf der hinteren Seite des Metathorax, das echte Trommelfell stets lateral und ventral vom Gegentrommelfell und durch ein aus zwei Plättchen zusammengesetztes Chitinstück, kurz als Lamelle bezeichnet, von ihm getrennt. Beide Trommelfelle liegen von hinten ein und derselben großen, im Metathorax gelegenen Tracheenblase auf, die ich als Tympanalblase bezeichnen werde. Wenn man die Tympanalblase mit ihren beiden Trommelfellen einer wirklichen Trommel vergleichen will, so ist zu berücksichtigen, daß die Trommelfelle nicht parallel, sondern in einem sehr stumpfen Winkel zueinander geneigt stehen und daß dann die Lamelle der äußerlich sichtbare Teil der Trommelwand ist, während der übrige Teil, in den Körper eingesenkt, außer der Tracheenblase keine festere Wand besitzt (vgl. dazu am besten Fig. 8 und Fig. D, S. 306).

Die anatomischen Verhältnisse habe ich besonders am Genus *Catocala* studiert, wo die Untersuchungen durch die Größe der Tiere erleichtert wurden. Zugleich erwiesen sich die Verhältnisse bei *Catocala* als charakteristisch für eine sehr große Zahl von Formen, so daß es angebracht erscheint, dieses Genus zum Ausgangspunkt der Beschreibung zu wählen, um von hier aus auf die Abweichungen bei anderen Formen einzugehen.

Nach der Entschuppung des Tieres kann man (Fig. 1) die seitlichen Tympanalgruben sehen, als vom Thorax und Abdomen gebildete Vertiefungen der Körperwand. Von den beiden Faltenbildungen, der Ligamentfalte (*L II*) und dem Tympanaldeckel, der hier zugleich Stigmendeckel ist (*StD*), wird der dorsale Teil der Gruben dachförmig überwölbt. Es fällt auch die modifizierte Gestalt des 1. abdominalen Pleurons (*Pl I*) auf, das als halbmondförmige Chitinplatte sich etwas von der Körperoberfläche abhebt und in seinem unteren Teile das bildet, was DEGENER als ventralen Wulst im Gegensatz zum dorsalen, unserem Tympanaldeckel, bezeichnet. — Das annähernd transversal gestellte Trommelfell ist seitlich nur schwer zu erkennen.

Wir finden es am besten, wenn wir einer Fortsetzung der Flügelgelenkhaut (*FlG*) folgen, die sich nach hinten in die Tympanalgruben hineinsenkt und am Trommelfell selbst endet. Dieses Häutchen, welches das Trommelfell mit der Körperoberfläche verbindet, bezeichne ich als Bindehaut oder *Conjunctiva* (*C*). Um das Trommelfell besser zu betrachten, präparieren wir dem Tiere das Abdomen auf der linken Seite vollständig weg und lassen nur rechts einige abdominale Teile, die von Interesse sind, stehen. In Fig. 8 haben wir dergestalt das linke Trommelfell (*T*) gerade vor uns, wogegen das rechte durch die eingebuchtete Vorderwand des 1. abdominalen Pleurons (*TG*), die an der Bildung der Tympanalgruben beteiligt ist, verdeckt wird. Das Trommelfell erweist sich als von ungefähr halbkreisförmiger Gestalt; es ist irisierend und glashell durchsichtig, so daß der chordotonale Strang, der an einen weißen, undurchsichtigen Fleck in der Mitte des Trommelfelles herantritt, durch dasselbe hindurchschimmert. Das Trommelfell ist etwas elastisch, aber überaus zart und zerreißt schon bei einer leichten Berührung mit der Nadelspitze, „indem es zusammenschrumpft wie eine verwelkte Blüte“ (SWINTON). Nach oben und innen zu ist das Trommelfell durch ein kleines Chitinplättchen begrenzt, die „Lamelle“, die stets aus zwei Stücken *a* und *b* besteht und das Trommelfell vom Gegentrommelfell (*GT*) trennt. Unten wird das Trommelfell durch das an dieser Stelle in die Tiefe gesunkene Epimeron (*Em*) begrenzt. Ob auch die Lamelle ihrer Herkunft nach zum Epimeron zu rechnen ist, so daß das Trommelfell vollständig im Epimeron gelegen wäre, weiß ich nicht zu sagen. Lateral grenzt das Trommelfell an die blasig aufgetriebene *Conjunctiva* (*C*) vermittelt einer verstärkten Chitinleiste, die ich wegen ihrer charakteristischen Gestalt bei vielen Noctuiden (nicht bei *Catocala*, sondern vgl. Textfig. C, S. 287) als *Epaulette* (*E*) bezeichne. Auch die *Conjunctiva* legt sich der Tympanalblase dicht an, und allmählich sich verjüngend (*ä. C*) geht sie in die Flügelgelenkhaut (*FlG*) über. Das Trommelfell wird, wie erwähnt, median von mehreren Chitinstücken halbkreisförmig umgrenzt, und diese sind an ihrem Rande leistenförmig verstärkt und bilden einen festen Rahmen, in den das Trommelfell eingespannt ist. Lateralwärts, d. h. gegen die dünne und weiche *Conjunctiva* zu, wird der Rahmen durch die *Epaulette* vervollständigt.

Werfen wir nun einen Blick auf die entsprechenden Verhältnisse bei anderen Arten. Eine Tympanalgrube ist wohl in den aller-

meisten Fällen vorhanden, nur bei einigen Lithosiiden und Noliden liegt das Trommelfell oft ganz oberflächlich, indem das Epimeron sich nur wenig vertieft hat. Auf den ersten Blick scheinen sich *Lithosia* (Fig. 4) und *Nola* (Fig. 13 u. 14) auch in sonstiger Beziehung zu ähneln, was durch die beiden Arten eigentümliche schräge Lage des Metathorax gegen das Abdomen bedingt wird. Bei näherer Betrachtung stellen sich aber beträchtliche Differenzen heraus. Der Tympanaldeckel (*pr.W*) von *Lithosia* ist schmal und liegt vor dem 1. abdominalen Stigma, das also freiliegt (prästigmatische Form des Tympanaldeckels). Das Ligament (*L II*) kommt nicht als vorspringende Hautfalte (die auch als Ligamentfalte bezeichnet werden kann) zur Ausbildung: es liegt während seines Verlaufes dem Körper dicht an. Das Trommelfell (*T*) selbst ist klein, kreisförmig und geht ohne Abgrenzung durch eine wahrnehmbare Epaulette direkt in die Conjunctiva über. Der schmale Tympanaldeckel gewährt von hinten dem Trommelfell nur einen geringen Schutz.

Bei *Nola* (Fig. 13) ist vor allem die Gestalt des Tympanaldeckels abweichend. Er ist hier keine besondere Falte des 1. abdominalen Pleurons, sondern das ganze Pleuron selbst wölbt sich nach vorn hin über das Trommelfell. Dieses Gebilde ist zugleich Stigmendeckel (*StD*), denn das 1. abdominale Stigma wird dadurch verdeckt. Auch eine Ligamentfalte (*L II*) ist ausgebildet, die zwar an und für sich nicht besonders hervorspringt; aber wie auf Fig. 14 (einer Abbildung des Schuppenkleides) zu sehen ist, große Schuppen trägt (*TW*), die von vorn her das Trommelfell vollständig überdecken. Das Trommelfell (Fig. 13 *T*) ist seitlich durch eine schmale, etwas nach außen gebogene Epaulette von der sehr großen Conjunctiva (*C*) abgegrenzt. Die Rolle, welche die Beschuppung des Tieres in der Umgebung des Trommelfelles spielt, wird durch den Vergleich der Fig. 14 mit Fig. 13 veranschaulicht.

Unter den Lithosiiden ist noch der besonderen Gestaltung des Organs bei *Endrosa* zu gedenken, jener Gattung, die sich auch durch eine metathoracale Schallblase im männlichen Geschlecht auszeichnet. Zu dem tympanalen Organ steht die Schallblase, die aus dem stark aufgeblähten Episternum des Metathorax gebildet wird (Fig. 16 *Bl*), morphologisch in keinerlei Beziehung, was hier, um Mißverständnissen zu steuern, wie sie KRÜGER begegnet sind, besonders betont werden muß. Das tympanale Organ ist in beiden Geschlechtern verschieden, das Trommelfell des ♂ größer als das des ♀, wie die Nebeneinanderstellung der Geschlechter in Fig. 16

(*Endrosa aurita* v. *ramosa*) darstellt. Die verhältnismäßig sehr großen Trommelfelle (*T*) sind stark medianwärts gelegen und die Verbindungsöffnung zwischen Thorax und Abdomen spaltförmig eingeengt. Ein Gegentrommelfell kommt bei dieser Species, als einziger Ausnahmefall unter den untersuchten Arten, nicht zur Ausbildung. Der Chordotonalstrang inseriert bei dieser Art nicht in der Mitte, sondern nahe gegen den dorsalen Rand des Trommelfelles.

Von den Lithosiiden können wir direkt zu den Arctiiden übergehen, die etwas kompliziertere Verhältnisse aufweisen. Als Vertreter der Arctiiden ist *Spilosoma* in Fig. 3 und 7 abgebildet. Wie bei *Lithosia* ist auch hier ein prästigmatischer Tympanaldeckel ausgebildet (*pr. TD*), nur sehr viel größer. Noch größer und löffelförmig das Trommelfell überdeckend ist der Tympanaldeckel (*pr. TD*) bei *Diacrisia* und *Callimorpha*. Eine Ligamentfalte (*L II*) ist vorhanden. Die vertiefte Lage und halbkreisförmige Gestalt des Trommelfelles (*T*) stimmt im wesentlichen mit *Catocala* überein, nur ist das Trommelfell verhältnismäßig kleiner, und auch seine Conjectiva ist klein und schmal.

Den Arctiiden lehnen sich im weiteren zunächst die Hypsiden, dann die Syntomiden und Lymantriiden an; es sind das diejenigen Familien, deren Tympanaldeckel stets prästigmatisch ist. In den beiden letztgenannten Familien kommen in einigen Genera stärkere Abweichungen vor. Bei der Gattung *Syntomis* der Syntomiden habe ich ein echtes Trommelfell überhaupt nicht finden können (das Gegentrommelfell ist vorhanden), es fragt sich deshalb noch, ob hier ein richtiges Tympanalorgan vorhanden ist. Die Syntomide *Dysauxes* hat ein kleines Trommelfell, der Tympanaldeckel fehlt. Erst die exotischen Syntomiden zeigen die höhere Organisationsstufe der Arctiiden mit vertieft gelegenen Trommelfell und oft sehr großem, prästigmatischen Tympanaldeckel. Unter den Lymantriiden ist bei dem flügellosen ♀ von *Orgyia* ein Organ wahrscheinlich nicht vorhanden, beim ♂ (Fig. 15) dagegen ist es sehr schön ausgebildet. Besonders auffallend ist beim ♂ der große Tympanaldeckel (Fig. 15 *pr. TD*), der löffelförmig nach vorn hin die Tympanalgrube überwölbt, wie wenn man etwa die hohle Hand vor den Ohreingang hält. Bei einigen Arctiiden (*Diacrisia*, *Callimorpha*) und exotischen Syntomiden (*Isanthrene*) ist der Tympanaldeckel ähnlich ausgebildet, er macht hier durchaus den Eindruck eines Schallfängers.

Eine nach besonderer Richtung strebende Gestaltung der Tympanalgruben charakterisiert die Organe der Notodontiden und Thau-

metopoeiden. Als Typus dieser Gruppe ist *Phalera* (Fig. 2) abgebildet. Die Ligamentfalte und der Tympanaldeckel sind hier nicht vorhanden; das 1. abdominale Stigma liegt nur etwas vertieft im 1. abdominalen Pleuron. Die Tympanalgrube (*TG*) kommt hauptsächlich durch eine sehr starke Einsenkung des Epimerons an jener Stelle zustande. Infolgedessen ist das Trommelfell nicht transversal gestellt, sondern kommt fast senkrecht zur Oberfläche des übrigen Epimerons zu liegen. Bei *Thaumetopoea* und der exotischen Notodontide *Nyctalea* geht die betreffende Einsenkung in jener Richtung noch weiter, verbunden mit einer Verschiebung des Trommelfelles auf die Dorsalseite, und hier finden wir das Trommelfell bereits auf der Dorsalwand der Tympanalgruben, in horizontaler Ebene. Trommelfell und Tympanalgruben sind verhältnismäßig klein und liegen versteckt in den dicht zusammengedrängten Körpersegmenten.

Die übrigen Familien, die Agaristiden und Noctuiden, stimmen untereinander ziemlich überein und lassen sich auf den Typus der Noctuide *Catocala* zurückführen. Eine Abweichung der Agaristiden besteht darin, daß ein Tympanaldeckel in der Regel nicht vorkommt. Nur bei *Episteme spoliatrix* habe ich ihn gefunden, in der Form eines Stigmendeckels, während bereits die zur selben Gattung gehörige *Episteme hesperioides* keinen besitzt und mit den übrigen Agaristiden übereinstimmt. Ein weiterer Unterschied beider Arten der gleichen Gattung ist der Mangel eines „Duftorgans“, eines sogenannten abdominalen Duftpinsels¹⁾, bei den ♂♂ von *Episteme spoliatrix*, den ich bei den meisten übrigen Agaristiden, auch bei *hesperioides*, seitlich an den vorderen abdominalen Pleura vorfand. Infolge des Mangels eines Tympanaldeckels ist das Trommelfell der Agaristiden nicht sonderlich geschützt, und nur von hinten wölbt sich die Lamelle (die trennende Leiste zwischen Trommelfell und Gegentrommelfell) etwas über das Trommelfell in seinem inneren Teile. Eine derartige „deckende Lamelle“ (ein Ausdruck, den ich beibehalten werde) ist

1) In letzter Zeit sind Schmetterlingsschuppen aller möglichen Formen als „Duftschuppen“ bezeichnet worden, oft ohne ausreichende Begründung. Speziell über die Duftorgane der Noctuiden, die mit jenen der Agaristiden übereinzustimmen scheinen, liegt jedoch von STOBBE (1912) eine ausführliche Beschreibung vor, wonach es feststeht, daß dem Organ oft recht große Drüsen mit ausführendem Kanal angehören. Auch ein ausströmender Duft ist von vielen Autoren wahrgenommen worden. Die Rolle dieses Organs im Geschlechtsleben der Tiere ist freilich nur auf Vermutungen gegründet.

noch viel ausgeprägter bei einigen Noctuiden, bei *Agrotis*, *Mamestra* und *Hydroecia* (vgl. schematische Textfig. C). Sie ersetzt bei diesen Gattungen den hinteren, abdominalen Teil der Tympanalgrubenwand, der als Einsenkung des abdominalen Pleurons an jener Stelle nicht zustande kommt, sondern ganz fortfällt. Der Stigmendeckel beginnt dicht am lateralen Rand der deckenden Lamelle, die somit die hintere Wand der Tympanalgrube bildet. Auch in einem anderen Merkmale stimmen die 3 genannten Noctuidengattungen mit den Agaristiden überein, nämlich in der Ausbildung einer richtigen, typischen Epaullette, die in ihrer gezackten oder gewellten Form einer Achselschnur sehr ähnlich sieht (ebenfalls in Textfig. C dargestellt). Und noch ein drittes übereinstimmendes Merkmal, wenn auch nicht in unser Gebiet gehörig, sind in beiden Familien die charakteristischen abdominalen „Duftpinsel“ der Männchen vieler Arten. — Dagegen hat abweichend von den Noctuiden, gleichsam einen Schritt weiter in der Entwicklung, bei den Agaristiden die Ausbildung der Gegen-Tympanalgruben genommen, wovon im nächsten Kapitel die Rede sein wird. Im großen ganzen haben wir aber eine einheitliche Gruppe vor uns. Nur die eine Gattung *Plusia*, besonders *Plusia gamma*, weist ganz extreme sekundäre Differenzierungen auf, die eigentlich eine besondere Bearbeitung erfordern. Am auffallendsten ist hier die Umformung der Conjunctiva (Fig. 10 C) in eine straff gespannte Membran, gleichsam in ein akzessorisches Trommelfell. Übergänge hierzu habe ich auch bei anderen Arten, z. B. *Xylina ingraca*, *Peosina numerica*, gefunden. Auch der Stigmendeckel (*StD*, in Fig. 10 künstlich nach hinten gebogen) fällt durch seine Größe und spatelförmige Gestalt auf. Falls er, wenn ein Vergleich mit Vertebraten gestattet ist, als „Ohrmuschel“ funktioniert, wäre noch zu eruieren, ob nicht etwaige Muskeln ihm zur willkürlichen Bewegung dienen. Eine Haarschuppenbildung, außer einigen winzigen Härchen am Rande dieses sonderbaren Gebildes, ist im Gegensatz zur Ligamentfalte, die lange, nach hinten gerichtete Haarschuppen trägt, nicht vorhanden.

b) Die Gegen-Tympanalgruben mit dem Gegentrommelfell.

Das „bitympanale“ Organ trägt jederseits auf der Hinterseite des Metathorax noch eine zweite, zarte und straff gespannte Membran, die aber nicht mit dem Nervenendapparat in Verbindung steht; sie ist das bereits erwähnte Gegentrommelfell, in den Gegen-Tympanalgruben befindlich. Eine Beschreibung dieser median und dorsal

gelegenen Teile kann getrennt vorgenommen werden, denn in der Organisationsstufe laufen die medianen Partien mit den lateralen keineswegs parallel. Wir werden oft bei gleichzeitigem Vorhandensein eines gut entwickelten echten Trommelfelles ein sehr zurückgebliebenes Gegentrommelfell vorfinden, und auch der umgekehrte Fall findet sich.

Halten wir uns zunächst an die Verhältnisse bei *Catocala* (Fig 1). Äußerlich ist hier weder das Gegentrommelfell noch die zugehörige Grube zu erkennen. Wir begnügen uns, den Eingang (*Eg*) der Gegen-Tympanalgruben festzustellen, indem wir den Verlauf der auffallenden Rinne (*R*) nach vorn hin verfolgen. Sie führt zu einer spaltförmigen Öffnung (*Eg*), die scheinbar den Weg ins Körperinnere erschließt; in Wirklichkeit sind es nur recht beträchtliche Einsenkungen des Integuments, in die sie hineinführt. Die Eingänge zu den Gegen-Tympanalgruben sind nicht etwa ein einzelner dorsaler Spalt zwischen Thorax und Abdomen. Der Vorderrand des 1. abdominalen Tergums (*Tg I*) wird durch die schmale Randleiste (*RL*) mit dem Hinterrand des Metascutellums (*Mtsc*) ziemlich an der Oberfläche verbunden und senkt sich mitsamt der Leiste beiderseits in die vertieften Gegen-Tympanalgruben ein, die derart getrennte, dorsolaterale Eingänge erhalten. Ein einigermaßen klares Bild gewährt erst die Rückansicht des Thorax in Fig. 8, nach fast vollständiger Entfernung des Abdomens (links ist das Abdomen vollständig entfernt). Vom Hinterrande des Metascutellums (*Mtsc*) senkt sich das Metaphragma (*MtPh*) in den zentralen, thoraco-abdominalen Hohlraum hinein, in dem das große, schildförmige Mesophragma (*MPh*) sichtbar ist. Zu beiden Seiten des Metaphragmas liegen die beiden Gegen-Tympanalgruben. In Fig. 8 ist rechts die Hinterwand (*GG*) der rechten Gegen-Tympanalgrube zu sehen; die Hinterwand der linken Grube ist abpräpariert, so daß das Gegentrommelfell (*GT*) freiliegt. Das Gegentrommelfell ist annähernd oval, undurchsichtig, weißlich, nicht irisierend. Es ist elastisch und zart, wie das echte Trommelfell und etwas größer als dieses. Seine Grenzen sind: innen das Metaphragma, außen die Stücke *a* und *b* der Lamelle, und oben grenzt es auch an das Metascutellum. Ebenso wie beim echten Trommelfell ist der Rand der umgebenden Chitinteile des Gegentrommelfelles innen verdickt und kann als der Rahmen bezeichnet werden, in dem das Gegentrommelfell straff eingespannt ist. Das Gegentrommelfell befindet sich in einem Winkel zum echten Trommelfell; die Ebene, in der es liegt, ist nach hinten und innen geneigt.

Die Verschiedenheiten der Gegen-Tympanalgruben beziehen sich hauptsächlich auf die Größe derselben und der zugehörigen Gegentrommelfelle. Infolge zunehmender Größe mußten die Gegen-Tympanalgruben schließlich einander in der Medianebene berühren und bei noch weiterer Ausdehnung sich mit ihren inneren Wänden aneinanderlegen, die durch Verschmelzung eine gemeinsame mittlere Scheidewand bilden würden. Diese Entwicklungsstufen sind in Wirklichkeit bei vielen Arten realisiert. Der Vorgang ist in drei Stufen in der Textfig. B 1—3 schematisch dargestellt und findet eine noch bessere Illustration in den Figg. 7—10. Die lückenlos aufeinanderfolgenden Stadien, wie sie bei verschiedenen Arten eruiert werden können, geben einen sehr schönen Ausdruck der Entwicklung, wie wir sie innerhalb der Phylogenese dieses Teiles des Organs annehmen dürfen. Ich spreche ausdrücklich von der Phylogenese eines Teiles des Organs, denn wie bereits bemerkt, geht die Entwicklung der Gegen-Tympanalgruben nicht Hand in Hand mit derjenigen der lateralen Gebilde und nimmt oft einen hohen Aufschwung, während die Verhältnisse am echten Trommelfell unverändert blieben. Unter den Noctuiden und sogar innerhalb der einen Unterfamilie der Quadriinae finden wir Vertreter sowohl der mit ihren medianen Wänden getrennten, der sich berührenden als auch der eine gemeinsame, mediane Scheidewand besitzenden Gegen-Tympanalgruben, während die Differenzen in den lateralen, eigentlichen Tympanalgruben bei weitem nicht so groß sind. Ein Blick auf Fig. 9 zeigt, wie bei *Diloba* das Gegentrommelfell das echte Trommelfell an Größe etwa um das Fünffache übertrifft! Nur innerhalb einzelner ganz bestimmter Familien, wo das Organ niemals eine sonderlich hohe Organisationsstufe erreicht, sind die Gegen-Tympanalgruben, soweit meine Untersuchungen reichen, stets klein und getrennt. Es sind das die Lithosiidae, Nolidae, Hypsiidae (excl. *Asota heliconia*), Arctiidae (excl. *Trichomia*), Syntomidae, Notodontidae und Thaumetopoeidae. Bei den letztgenannten beiden Familien ist das Gegentrommelfell an sich recht groß und übertrifft das echte Trommelfell um ein Vielfaches, doch sind die zugehörigen Gruben, als solche, klein und getrennt geblieben. Dagegen ist in den übrigen angeführten Familien, besonders den Syntomiden, umgekehrterweise das Gegentrommelfell oft viel kleiner als das echte Trommelfell, am kleinsten jedoch bei der Arctiide *Spilosoma* Fig. 7 (GT), und schließlich bei der Lithosiide *Endrosa* Fig. 16 ist es gar nicht ausgebildet. Es kommen also auch nach dieser Richtung hin vielerlei Kombinationen

vor. Die übrigen Familien, mit Ausnahme der Agaristiden, weisen bei ihren Vertretern alle möglichen Modifikationen auf; das sind die Noctuiden, Lymantriiden und Cymbiden. Eine interessante Erscheinung, die Regel zu sein scheint, besteht darin, daß in jenen Gattungen, wo die Gegen-Tympanalgruben so groß sind und so nah aneinandergerückt, daß sie eine gemeinsame Scheidewand besitzen (Fig. 10 *MS*), auch das Gegentrommelfell die für höhere Differenzierung sprechende, glashell durchsichtige und irisierende Struktur annimmt, die sonst nur dem echten Trommelfell zukommt. Ich habe dieses Zusammenreffen bei *Agrotis*, *Mamestra*, *Hydroecia*, *Plusia* und *Heliothis* beobachten können. Zumeist ist nur ein größerer zentraler Fleck im Gegentrommelfell derart glashell und irisierend geworden; ein peripherer Ring verbleibt auch hier noch weiß und undurchsichtig. Bei *Plusia gamma* ist allein der laterale Rand des Gegentrommelfelles (Fig. 10 *GT*) undurchsichtig geblieben, bei *Heliothis* ist es so gut wie ganz durchsichtig. Diese Strukturverschiedenheiten lassen sich auf histologischer Basis erklären. Die Trommelfelle, das echte sowohl wie das Gegentrommelfell, sind ja aus 2 Plattenepithelien, resp. den von ihnen abgesonderten Cuticularmembranen zusammengesetzt, dem äußeren, epidermalen Epithel der Körperfläche und dem inneren, trachealen, der tympanalen Tracheenblase (vgl. Fig. D, S. 306). Soweit nun meine Untersuchungen reichen, sind in all den Fällen, wo ein Trommelfell glashell und irisierend ist, beide Epithelien fest miteinander verklebt oder verwachsen, die Zellen sind dabei stark degeneriert und bilden eine gemeinsame Kittmasse für beide Cuticularmembranen. Im undurchsichtigen Trommelfell jedoch sind die Epithelien nur lose aneinandergelegt und lassen sich an konserviertem Material voneinander abheben. Das sei hier zur Erklärung der Strukturverschiedenheiten eingefügt.

Die stärkste Ausbildung der Gegen-Tympanalgruben findet sich bei den Agaristiden. Die großen, eiförmigen, blasenartig aufgetriebenen Gruben (Fig. 19 von vorn und außen gesehen) reichen nach unten fast an das Sternum und besitzen stets eine gemeinsame mediane Scheidewand. Die Scheidewand hat hier die Struktur der Trommelfelle angenommen und ist durchsichtig, irisierend und sehr zart. Indem nun die Eingänge zu den Gegen-Tympanalgruben verhältnismäßig groß sind, kann man durch dieselben und die mediane Scheidewand hindurchsehen, und es macht den Eindruck, als wäre das Abdomen vorn von einer queren Röhre durchbohrt, eine Erscheinung, auf die schon JORDAN aufmerksam macht. Eine ähnliche

Ausgestaltung der Gegen-Tympanalgruben wie bei Agaristiden habe ich in anderen Familien nur bei der Noctuide *Heliothis* vorgefunden. Wenn sich auch sonst die Gegen-Tympanalgruben, wie z. B. bei *Plusia* (Fig. 10 GG), mit ihren medianen Wänden in weitem Umfange aneinanderlegen und durch Verklebung der Wände eine große mediane Scheidewand (MS) erhalten, so sind doch die Dimensionen dieser Gebilde mit denen der Agaristiden nicht vergleichbar.

Die abnorme sekundäre Umbildung der Gegen-Tympanalgruben im Gegensatz zu dem starren Verhalten der sehr viel wichtigeren lateralen Einsenkungen der eigentlichen Tympanalgruben erscheint auf den ersten Blick recht sonderbar. Doch wird sie meines Erachtens durch gewisse anatomische Eigentümlichkeiten bei Lepidopteren erklärt. Worauf schon v. KENNEL aufmerksam macht, befindet sich bei Spannern im vorderen Teile des Abdomens und auch noch den Metathorax in Anspruch nehmend ein unregelmäßiger Luftraum. Diesen Luftraum habe ich auch bei den von mir untersuchten Arten vorgefunden. Wie Textfig. A, S. 287 darstellt, wird der thoraco-abdominale Luftraum, wie ich ihn nenne, vorn durch das Mesophragma und hinten durch ein weichhäutiges Diaphragma begrenzt, das an der dorsalen Grenze des 1. und 2. abdominalen Ringes zur Ventralseite hinuntersteigt. In diesen verhältnismäßig großen Hohlraum senken sich die Gegen-Tympanalgruben (GG) hinein, und es lag ihnen, dünkt mich, kein Hindernis im Wege, sich nach innen soweit auszudehnen, als der Umfang des thoraco-abdominalen Raumes es gestattete, was denn auch bei den Agaristiden zur Geltung kam.

Verhältnisse ganz anderer Art traten der Ausgestaltung der echten Tympanalgruben entgegen. Eine bedeutendere Vertiefung des Epimerons mit dem echten Trommelfell hätte zur notwendigen Folge eine Verminderung des Umfanges der tympanalen Tracheenblase gehabt, die durch die Lage der thoracalen Muskulatur in festen Grenzen gehalten wird. Die „Tympanalblase“ durfte nur in geringem Maße angetastet werden¹⁾, eine Vergrößerung und Vertiefung der lateralen echten Tympanalgruben wurde deshalb, wie ich annehme, mit anderen Mitteln bewerkstelligt, indem sich besondere thoracale und abdominale Hautfalten oder Wülste bildeten

1) Bei der hochdifferenzierten *Plusia gamma* ist die Tympanalblase infolge der Vertiefung des Epimerons schon sehr flach geworden, hat sich aber dafür in die Breite gestreckt und an der Peripherie besondere „akzessorische Tympanalkammern“ gebildet.

(Ligamentfalte und Tympanaldeckel), die eine künstliche Höhlung gestalteten.¹⁾ Es wird dadurch eine Art äußeres Ohr, ein schallfangender Trichterapparat, gebildet, der bei stärkerer Einschränkung der Tympanalblase doch noch genügend schallverstärkend wirken kann. Welche Wege jedoch die Tympanalblase einschlagen mußte, um eine Vergrößerung ihres Lumens zu erlangen, das wird durch die hohen Differenzierungen bei *Plusia gamma* veranschaulicht, die im nächsten Kapitel zur Sprache gelangen.

c) Die Elemente der Tympanalblase.

Beiderseits im Metathorax befindet sich eine große Tracheenblase, die Tympanalblase, die den wichtigsten Teil des Organs, den nervösen Endapparat, in sich einschließt. Der Lage nach legt sich die Tympanalblase hinten (außenseits) beiden Trommelfellen an, vorn (innen) wird sie durch die thoracale Muskulatur begrenzt. Die Gestalt und Ausdehnung der Tympanalblase erreicht nicht allzugroße Mannigfaltigkeit; am genauesten habe ich sie wiederum bei *Catocala* studiert und gebe davon zwei Bilder in Fig. 5 u. 6. Die Fig. 5 ist das Bild eines Präparats der linken geschlossenen Tympanalblase (*TBl*) mit den angrenzenden Scleriten, von vorn (innen) gesehen, nachdem die Muskeln bis auf einen (*mM*) wegpräpariert wurden. Der Form nach ist die Tympanalblase abgeflacht: die thoracale Muskulatur verbietet ihr eine stärkere Ausdehnung nach innen hin. Einigermäßen fixiert ist die Form der Blase durch zwei kräftige, nach innen gebogene Chitinleisten, die sie einfassen und einer Zerrung und Deformierung durch die Tätigkeit der Muskulatur entgegenwirken. Die eine Leiste beginnt mit breiter Basis am unteren Rande des Metascutums (*Mtsc*) und wölbt, allmählich sich verjüngend, sich nach innen vor. Ich bezeichne sie als Spannleiste (Fig. 5 *SpL*), da sie zugleich mit ihrer Spitze dem Ligament zur Insertion dient, das den chordotonalen Strang spannt. Die Spannleiste bestimmt die Form der oberen Partie der Tympanalblase; nach unten zu wird ihr durch eine andere, kleinere und dreieckige Chitinleiste eine Grenze gegeben. Zugleich dient diese andere, sehr feste Leiste als Ansatzstelle für den abgebildeten Muskel (*mM*),

1) Bei den Spannern liegt das abdominale Tympanalorgan vorn beiderseits im Abdomen; deshalb konnten abdominale Partien mitsamt dem Trommelfell sich tief in den thoraco-abdominalen Luftraum hinein einsenken, der ja keinen Widerstand bot.

daher möchte ich sie die Muskelleiste (*ML*) nennen. Sie beginnt unten mit breiter Basis an der inneren thoraco-abdominalen Grenzlinie (*iGr*, vgl. Textfig. B); diese ist also zugleich die untere Grenze der Tympanalblase. Zwischen beiden beschriebenen Leisten zieht sich die Tympanalblase hin. Median endet sie am medianen Teil des Rahmens vom Tympanum II, also am Metaphragma (*MtPh*). Lateralwärts ist die Grenzlinie der Tympanalblase an der schmalen Übergangsstelle (*ä. C*) der Conjunctiva in die Flügelgelenkhaut zu ziehen; dieser verschmälerte Teil der Conjunctiva ist in Fig. 5 allein sichtbar. Das dürften annähernd die topographischen Verhältnisse der Tympanalblase sein. Mit dem übrigen Tracheensystem kommuniziert sie vermittelt einer dünnen, langen Trachee (*Tch*) an der lateralen Innenwand. Andere Verbindungsstraßen habe ich nicht ermitteln können, doch werden wahrscheinlich auch sonst noch welche vorhanden sein.

Wie weit die Muskulatur der Umgebung des Organs zu diesem in funktionelle Beziehung tritt, ist aus ihrem Gefüge schwer zu entnehmen.¹⁾ Bei *Catocala* liegen der Tympanalblase drei Hauptmuskeln an. Am auffallendsten erscheint der mittlere von ihnen (*mM*), der durch das Hindurchtreten des Tympanalnerven (*TN*) charakterisiert ist. Der mittlere Muskel zieht quer über die Tympanalblase hinweg, und seine Insertionsstellen sind dorsal der obere Rand des Metascutums (*Mtsc*) und ventral die Muskelleiste (*ML*). In Fig. 9 ist der entsprechende, etwas breitere Muskel (*mM*) von *Diloba* wiedergegeben, wie er, bei günstiger Beleuchtung durch beide Trommelfelle hindurchschimmernd, an der Innenwand der Tympanalblase sich darbietet. Vermutlich handelt es sich um einen Stellmuskel des Hinterflügels. Ein weiterer Muskel, median vom vorigen gelegen, verbindet den oberen Rand des Metascutums mit dem medianen Teil des Rahmens vom Gegentrommelfell und gibt noch außerdem mehr lateral ein apartes Faserbündel ab, das sich fächerförmig auf der medianen Partie der Tympanalblasenwand ausbreitet. Schließlich legt sich noch lateral vom mittleren Muskel ein größerer Hüftmuskel der Tympanalblase an, der, gleichfalls am Metascutum beginnend, längs dem Epimeron (*Em*) hinab zur Hüfte zieht. Auf

1) Bezüglich der Brustmuskulatur der Lepidopteren gibt es nur Arbeiten an Tieren, die das Organ nicht besitzen. Die ältere Arbeit von LUKS berücksichtigt nur die wichtigsten Muskeln von *Gastropacha neustria*, einer Lasiocampide. Von BERLESE ist eine genauere Beschreibung der Brustmuskulatur der Spingiden gegeben.

Fig. 9 schimmert ein kleiner Teil dieses Muskels lateral im echten Trommelfell hindurch. Es treten demnach im ganzen drei Muskeln mit dem Organ in unmittelbare Berührung und bilden eine feste Mauer vor der Tympanalblase, die letzterer eine stärkere Ausdehnung nach innen verwehrt.

Um einen Einblick ins Innere der Tympanalblase zu nehmen, präparieren wir die Innenwand der Tympanalblase weg. In der Fig. 6 ist derart bei etwas stärkerer Vergrößerung eine umfassende Übersicht der inneren Einrichtungen geboten. Es fallen zunächst die beiden Trommelfelle auf, von denen das echte, fast horizontal, in ganzer Ausdehnung von innen gesehen ist. Die Trommelfelle sind durch die Lamelle getrennt, deren Stücke *a* und *b* sich nunmehr nicht als massive Chitinplatten erweisen, sondern als Chittringe, deren Hohlräume je durch eine Pforte mit dem Hauptlumen der Tympanalblase in Verbindung stehen. Die Tympanalblase erstreckt sich also noch in die beiden gesonderten, durch eine Scheidewand voneinander getrennten Kammern *a* u. *b* und noch in einen dritten, etwas abgegrenzten Raum *d* unter dem echten Trommelfell. Ferner ist zu erkennen, daß die Trommelfelle, wo sie nicht gerade an die Lamelle grenzen, von einem besonderen verstärkten Rahmen umgeben sind. Lateralwärts vom echten Trommelfell ist statt des Rahmens die große Epaulette (*E*) ausgebildet, zugleich als Abgrenzung gegen die Conjunctiva dienend. Die Conjunctiva (*C*) ist feingefaltet abgebildet. Als die Tympanalblase noch unversehrt war, habe ich sie jedoch blasig aufgetrieben vorgefunden und halte das für ihren normalen Zustand, solange die Tympanalblase prall mit Luft gefüllt ist. Bei anderen Arten dagegen, z. B. bei *Diloba* (Fig. 9), wo die Epaulette nicht eben, sondern gewellt ist, mögen die Falten in der Conjunctiva (*C*) eine konstante Erscheinung sein, bedingt durch die Spannung der Conjunctiva nach der Richtung der Falten hin (vgl. auch Textfig. C). Die Conjunctiva ist als Fortsetzung der Flügelgelenkhaut aufzufassen. Indem sich an ihre Innenseite noch ein Teil der Tympanalblasenwand anlegt, besteht sie aus zwei Epithelien mit ihren Cuticularmembranen, wie auch die Trommelfelle. Auf der Fig. 6 ist zu sehen, wie die Wand der Tympanalblase vom äußeren Epithel der Conjunctiva, dort wo sie abpräpariert wurde, sich etwas abgehoben hat.

Wenden wir uns nun dem nervösen Endapparat zu. Wir können den Nerven (Fig. 6 *TN*), nachdem er den mittleren Muskel passiert hat, verfolgen, wie er in die Tympanalblase eindringt: ein Rest anhaftender Blasenwandung markiert seine Eintrittsstelle. Von hier

verläuft der Nerv bis zu einem vorspringenden Chitinzapfen, dem „Bügel“ (*B*), einem Fortsatz der Lamelle an der Grenze der Stücke *a* und *b*. Im Innern der Tympanalblase ist der Nerv natürlicherweise umkleidet von einer Hülle des Tracheenepithels und der Tracheencuticula der Tympanalblase, die jedoch einen zu weiten

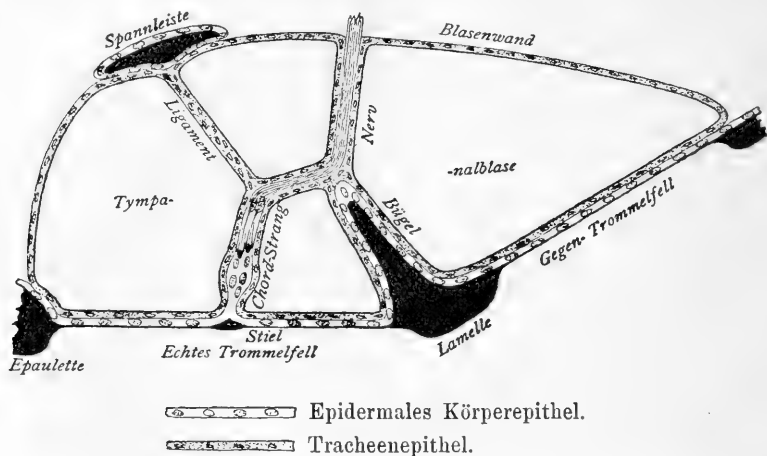


Fig. D.

Konstruierter schematischer Horizontalschnitt durch die Tympanalblase. Nicht ganz auf gleicher Höhe befindliche Gebilde sind in eine Ebene gebracht.

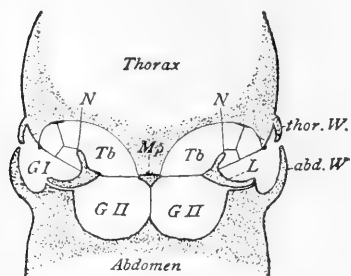


Fig. E.

Grobschematischer Horizontalschnitt durch das Grenzgebiet von Thorax und Abdomen. Die eingezeichneten Gebilde liegen in Wirklichkeit nicht ganz in gleicher Höhe.

abd. W. Tympanaldeckel. *GI* Tympanalgrube I. *GI I* Tympanalgrube II (Gegen-Tympanalgrube). *L* „deckende“ Lamelle. *Mp* Metaphragma, auf der Grenzlinie von Thorax und Abdomen. *N* Tympanalnerv. *Tb* Tympanalblase. *thor. W.* Ligamentfalte.

Durchmesser hat (die Hülle) und nun infolge des Luftdruckes in der Blase bandförmig flachgedrückt wird. Nachdem der Nerv den Bügel erreicht hat, an den er sich fest ansetzt, ändert er seine Richtung. Sein weiterer Verlauf ist am besten auf dem Schema Textfig. D dargestellt. Der Nerv setzt sich annähernd an die Mitte eines strangartigen Gebildes an, welches das Lumen der Tympanalblase durchquert und von der Mitte des Trommelfells bis zur Spannleiste zieht. Dieses strangartige Gebilde ist zusammengesetzt aus dem an

der Mitte des echten Trommelfells inserierenden Chordotonalstrang, der 2 Sinneszellen mit Sinnesstiften enthält, und aus seiner Fortsetzung, dem Chordotonalligament, das mit seinem anderen Ende an der Spannleiste (Fig. 6 (*SpL*) inseriert. Der Nerv setzt sich jedoch nicht mit geradem Winkel an ein gerade gestrecktes strangartiges Gebilde an (vgl. Textfig. D), sondern dieses Gebilde ist geknickt an der Stelle, wo der Nerv herantritt. Wir haben derart ein von dieser Stelle nach drei verschiedenen Richtungen ausstrahlendes Strangbündel vor uns, bestehend aus Nerv, Chordotonalstrang und Chordotonalligament. Alle diese Teile sind vom Tracheenepithel der Tympanalblase umkleidet; das Chordotonalligament ist, wie ich annehme, ausschließlich aus Tracheenepithel gebildet.

Die Abweichungen in der Ausgestaltung der Tympanalblase bei anderen Arten sind nicht sehr bedeutend. Stets begibt sich der Nerv in das Lumen der Tympanalblase, setzt sich an die Lamelle an und wird im weiteren Verlauf von einem Ligament geknickt. Bei der Arctiide *Spilosoma* (Fig. 17), deren primitives Verhalten schon durch das kaum angedeutete Gegentrommelfell (*GT*) gekennzeichnet wird, beobachten wir folgendes. Ein Bügel ist hier nicht vorhanden, der Nerv (*TN*) setzt sich direkt an die massive Lamelle an. Schwach entwickelt ist ferner die Spannleiste (*SpL*); sie ragt nur wenig in die Tympanalblase vor, und das Ligament ist infolgedessen länger, um den chordotonalen Strang erreichen zu können. Die Tympanalblase erreicht ihre laterale Grenze bei der Epaulette, sie legt sich nicht der Conjunctiva an. Dafür ist die Tympanalblase tiefer, und der Nerv ist gezwungen, eine größere Strecke freischwebend im Lumen der Tympanalblase zu durchmessen. Die Hülle von Tracheenepithel ist hier dem Nerven dicht anliegend.

Die Verhältnisse bei der Noctuide *Diloba* (Fig. 18) sind von den vorigen nicht sonderlich verschieden; eine eigenartig gestaltete Spannleiste (*SpL*) zeichnet dieses Organ aus.

Bei der Agaristide *Alypia* (Fig. 19) ist ein wenig vorspringender Bügel (*B*) angelegt, und der Chordotonalstrang inseriert nicht in der Mitte des Trommelfells, sondern ein wenig mehr dorsal. Im übrigen zeigt diese Figur, welch instruktive Präparate sich auch an getrocknetem Material herstellen lassen.

Eine sehr starke Modifikation der Tympanalblase hat im besonderen bei der *Plusia gamma* (Fig. 10) stattgefunden, und ich kann die eigentümlichen Verhältnisse nur in Umrissen darstellen. Wir erinnern uns, daß die Conjunctiva (*C*) bei *Plusia gamma* in ein

akzessorisches Trommelfell von bedeutender Größe umgewandelt ist. Die Tympanalblase erstreckt sich dementsprechend auch längs der ganzen Innenfläche dieser akzessorischen Membran. Weil das (echte) Trommelfell stark nach innen verlagert ist, hat die Tympanalblase sich abflachen müssen, dermaßen, daß der langgestreckte Bügel ihre Innenwand erreicht. In gleicher Weise wie ein Gummiball, der in der Mitte zusammengepreßt wird, sich dafür in der Peripherie auswölbt, hat sich auch die Tympanalblase nach jenen Richtungen hin ausgedehnt, wo der geringste Widerstand entgegentrat, und es bildeten sich ringsum mehrere akzessorische Tympanalräume oder Tympanalkammern. Am stärksten hat sich die ventral vom echten Trommelfell gelegene Partie des Epimerons nach außen zu einer großen epimeralen Kammer (*e.K*) blasenartig vorgewölbt; ihr Hohlraum steht direkt mit der eigentlichen Tympanalblase in Verbindung. Doch auch nach innen, in der Richtung zur zentralen Längsachse des Körpers, war eine Ausdehnung der Tympanalblase im thoraco-abdominalen Luftraum ermöglicht, und es bildeten sich hier zentrale Kammern (*c.K*), die mit dem Stück *b* der Lamelle in direkter Verbindung stehen. Schließlich hat sich noch ein besonderer zylindrischer Hohlraum herangebildet, den ich als Stück *e* der Lamelle bezeichne. Fast vollständig abgeschlossen, steht der Hohlraum des Stückes *c* nur mit einer kleinen Öffnung in der Wand, die es von der zentralen Kammer abgrenzt, mit letzterer in Verbindung. — Ähnlich wie bei *Plusia gamma* ist auch das Organ von *Pl. chrysitis* ausgestaltet, aber bereits *Plusia moneta* hat einen viel normaleren Typus.

Wie bereits erwähnt, hat das Organ von *Plusia gamma* einen stark verlängerten Bügel, der die Innenwand der Tympanalblase erreicht. Die Verlängerung des Bügels bedingt offenbar zwei Veränderungen in der Lage des nervösen Endapparats. Zunächst wird die Strecke vermindert, die der Tympanalnerv freischwebend im Lumen der Tympanalblase zurückzulegen hat, und bei *Plusia gamma* ist diese Strecke auf Null reduziert; zugleich erhält aber auch der Chordotonalstrang eine geringere Neigung zum Trommelfell. Aus rein physikalischen Gründen scheint mir plausibel, daß je steiler der Strang, desto feinere Erschütterungen auf das nervöse Element einwirken müssen. Die steile Lage des Stranges könnte aber auch durch Verkürzung des Ligaments hervorgerufen werden, es dürften also noch Momente ganz anderer Art wirksam sein, die sich nicht übersehen lassen. Beim abdominalen Organ der Spanner steht zwar der chordotonale

Strang annähernd senkrecht zum Trommelfell, bei den Zünslern jedoch, wie Herr Prof. v. KENNEL mir freundlich mitteilt, bedingt gerade die sekundäre Ausbildung eines Bügels eine stärkere Neigung des Stranges. An den Organen der Flügelwurzel beobachtete VOGEL (p. 21), daß bei Rhopaloceren das Organ zur Integumentfläche weniger geneigt sei als bei Heteroceren. VOGEL stützt sich auf die Beobachtung SCHWABE's an Acridiern, daß die Scolopophoren der Trommelfellpartie, durch welche sie erschüttert werden, ihre Längsseite zukehren, und möchte das abweichende Verhalten bei Rhopaloceren dadurch erklären, daß der Abstand zwischen Ober- und Unterseite der Flügelwurzel hier größer sei und infolgedessen das Organ, um dem Trommelfell parallel zu laufen, eine ungewöhnliche Länge annehmen müsse. Im Widerspruch mit dieser Annahme finde ich das Verhalten des hochdifferenzierten Organs von *Plusia gamma*, wo der besonders steile Strang infolge der Ausbildung des Bügels eine besondere Länge erreicht. Falls der chordotonale Strang sich wirklich mit einer gespannten Saite vergleichen ließe, wäre auch noch zu beachten, daß seine Länge zur Höhe der Töne, die wahrgenommen werden sollen, in Beziehung stehen könnte. Solange wir alle in Frage kommenden Faktoren weder kennen noch richtig einzuschätzen vermögen, hat es jedenfalls keinen Wert, einer bestimmten Auffassung den Vorzug zu geben.

II. Teil. Vergleichende Histologie.

a) Der chordotonale Strang.

Bei der Bearbeitung des eigenen Materials zwecks histologischer Untersuchung des chordotonalen Stranges waren es hauptsächlich zwei Momente, die mir erschwerend entgegentraten. Zunächst die Kleinheit der nervösen Zellelemente. Orthopterenstifte messen in der Länge ca. 16—30 μ , die untersuchten Lepidopterenstifte ca. 8—14 μ .¹⁾ Infolgedessen mußten starke Vergrößerungen angewandt und dünne Schnitte angefertigt werden. Wichtig war aber auch

1) Sehr viel kleiner sind die sogenannten Stiftkörperchen der Sinneskuppeln am Lepidopterenflügel, die 2—2,4 μ messen. Dafür hatte es VOGEL auch „unendlich viel Mühe gekostet, hier einige Klarheit zu erlangen“, während FREILING sich mit dem Hinweis begnügt, er habe sich nicht weniger als 3 Wochen bemüht, einen einigermaßen instruktiven Schnitt durch dieses Sinnesorgan zu bekommen.

der Umstand, daß der chordotonale Strang in eine Hülle von Tracheenepithel gekleidet ist, deren Zellen an Totalpräparaten oft mancherlei Details am eigentlichen Strang verdeckten. Es war oft schwer, Zellen der umhüllenden Tracheenmatrix von den eigentlichen strangbildenden Zellen zu trennen, und schon aus diesem Grunde lag die Notwendigkeit vor, zur Schnittmethode zu greifen. Längsschnitte ergaben keine günstigen Resultate, dazu war der Strang zu dünn, dagegen habe ich Serien von Querschnitten hergestellt (3–4 μ), die mancherlei besser erkennen ließen, als es an Totalpräparaten möglich war. Die Grundlage meiner Untersuchungen blieben aber Totalpräparate des Stranges, möglichst verschiedener Arten, bei möglichst verschiedenen Konservierungsmethoden; denn an keinem Präparat waren alle Verhältnisse gleich gut zu übersehen: hier trat das eine, dort das andere deutlicher hervor, wenn auch in allen untersuchten Arten dieselben Grundzüge, nur in wechselnder Gestalt, auftraten.

Vieles ist mir an meinen Präparaten nicht verständlich geworden, und um nicht einer subjektiven Auffassung zuviel Vorschub zu leisten, habe ich mich bemüht, möglichst naturgetreue Abbildungen zu geben, möglichst genau die Natur zu kopieren, wenn auch die Klarheit und Übersichtlichkeit der Bilder dadurch Einbuße erleiden mußte.

Die Bilder der Totalpräparate, Fig. 20–33, stellen den Strang meist in seiner Ausdehnung vom Trommelfell bis zur Abrißstelle dicht hinter dem Ligament dar. Nur in Fig. 21 u. 25 ist auch der Nerv (*N*) bis zum Bügel und Stücke des Trommelfelles (*T*) wiedergegeben; die Vergrößerung dieser Präparate ist überall die gleiche, 600:1.

Bevor ich auf die detaillierte und vergleichende Beschreibung der Einzelheiten eingehe, dürfte ein kurzer allgemeiner Überblick der in Frage kommenden Verhältnisse geboten sein. Als Ausgangspunkt hierzu eignet sich am besten die Fig. 20 von *Mamestra*. Wie in anderen Chordotonalorganen sind hier auch mehrere abweichend gestaltete Zellschichten zu unterscheiden. Es sind vor allem drei Zellschichten, die mit den entsprechenden anderer Chordotonalorgane, besonders dem Organ am Schmetterlingsflügel (cf. VOGEL, Textfig. 3), so gut übereinstimmen, daß wir ohne weiteres homologisieren dürfen. Am meisten interessieren uns darunter die scolopoferen Sinneszellen, die innervierten Zellen mit den Stiften

als „intrazellulärem Ergatom“ (K. C. SCHNEIDER). Die übrigen Zellschichten sind trotz ihrer individuellen Verschiedenheiten in Lage und Gestalt wohl nur der Stützfunktion dienlich. In Fig. 20 finden wir zwei Sinneszellen, deren charakteristische Kerne (*SzK*) deutlich erkennbar sind. Beide Kerne liegen in einem Bündel von Neurofibrillen, die proximal dem Nerven (*N*) zustreben, distal jedoch sich zu einem Achsenfaden (*Ax*) verjüngen, der an den hinteren (proximalen) der beiden Stifte (*p.St.*) herantritt. Auch an den distalen Stift (*d.St*) sehen wir einen Achsenfaden (*Ax*) herantreten, doch ist das entsprechende Neurofibrillenbündel nicht zu erkennen.

Hier ist zu bemerken, daß distinkte Zellgrenzen, welche die Sinneszellen von den übrigen Zellschichten abgrenzen lassen, nicht zu erkennen sind. Ich habe an Totalpräparaten nirgends Zellgrenzen mit Sicherheit feststellen können. Nur die Lage und Gestalt der Kerne konnte ergeben, welchen entsprechenden Zellschichten an Chordotonalorganen anderer Insecten sie angehören.

Eine andere bekannte Zellschicht sind die zwei faserartig in die Länge gezogenen Deck- oder Kappenzellen, deren Kerne (*DzK*) ebenso wie bei den Organen der Schmetterlingsflügel dicht am Stiftköpfchen liegen. Distal von den Deckzellen befindet sich ferner in einer Verdickung des Stranges ein Komplex von Zellen, etwa vier, mit länglichen Kernen (*acc.ZK*), und auch die Zelleiber sind faserartig langgezogen, um distal am Trommelfell vermittelt eines Stieles zu inserieren. Es ist nur eine Schicht dieser akzessorischen Zellen vorhanden, nicht zwei, wie in den Organen der Schmetterlingsflügel. Die übrigen Zellen jedoch geben ihren Charakter nicht so leicht zu erkennen. Außer den vielen Tracheenzellen, deren Kerne (*TrzK*) zerstreut auf der Oberfläche des Stranges liegen, gibt es noch eine unregelmäßige Zahl von Zellen, deren Kerne entweder eine ungewöhnliche Größe erreichen oder tiefer liegen und nicht platt gestaltet sind. Ich fasse diese Zellen unter dem gemeinsamen Namen Stützzellen (*StzK*) zusammen. Es dürften darunter Umhüllungszellen sein, wie sie von SCHWABE beschrieben werden, oder Neurilemmzellen, wie VOGEL sie bei den Sinneskuppeln erwähnt, schließlich können auch nach gewisser Richtung hin modifizierte Tracheenzellen mit untermischt sein: es ist mir nicht möglich, diese Zellen zu bestimmen.

Die Verschiedenheiten im histologischen Gefüge des chordotonalen Stranges sind bei den untersuchten Arten nicht allzu bedeutend. Beginnen wir mit der Beschreibung der Stifte. Sie sind

in allen Präparaten, die ich abgebildet habe (Fig. 20—33 *St*), deutlich zu erkennen und liegen, mit Ausnahme von *Lithosia* (Fig. 27), in einer Verdickung des Stranges. Stets sind zwei Stifte vorhanden, gleichgültig, ob wir eine *Lithosia*, *Earias*, *Dasychira* oder *Mamestra* vor uns haben; das Organ ist also discolop, um einen von GRABER geprägten Ausdruck zu benutzen. Bei *Phalera* (Fig. 25 u. 26) ist zwar nur ein Stift deutlich zu erkennen, doch sprechen andere Momente dafür, daß der zweite Stift auch vorhanden ist, aber durch an jener Stelle besonders dicht gedrängte Zellenmassen verdeckt wird. Wofern aber beide Stifte sichtbar sind, erweist sich als konstante Erscheinung, daß sie beide nicht gleich sind, sondern daß der eine größer und komplizierter gebaut ist als der andere. Ganz regelmäßig (mit Ausnahme der Puppenstadien) liegt dabei der größere Stift etwa eine halbe Stiftlänge proximal vom kleineren. Die Stifte sind also sowohl nach ihrer Lage als auch in bezug auf ihre Gestalt voneinander zu trennen: es gibt einen distalen, kleineren Stift und einen proximalen, größeren Stift. Dieser Dimorphismus wäre nicht so auffallend und bedeutungsvoll, wenn er nicht als konstante Erscheinung bei Arten der verschiedenartigsten Familien wiederkehrte und deshalb vielleicht dem interessanten Polymorphismus der Stifte der *Crista acustica* bei Locustiden entspricht, auf deren kontinuierliche Größenabnahme u. a. HENSEN (p. 202) aufmerksam macht. Die Acridierstifte zeigen ein anderes Verhalten, nach SCHWABE (p. 65) sind sie „in allen Organabschnitten sowie bei sämtlichen Spezies dieser Familie vollkommen kongruent“. Bei den von mir untersuchten Lepidopteren scheint nur bei *Lithosia* kein Dimorphismus der Stifte vorzukommen, hier scheint es mir, daß sie gleich sind und ganz willkürliche Lagen einnehmen können.

Die Länge der Stifte schwankt bei den distalen Stiften zwischen 8 und 12 μ , bei den proximalen zwischen 10 und 15 μ . Am größten sind die Stifte bei den Arctiiden (*Callimorpha*, *Hypocrita* und *Arctinia* Fig. 28, 29 und 22) und den Lymantriiden (*Dasychira* Fig. 33) vielleicht in Korrelation mit der bedeutenden Größe des Stranges. Die untersuchten Arten jener Familien gehören bezüglich ihres Körpermaßes gewiß nicht zu den größeren. Die mächtige *Catocala* dagegen hat einen Strang von normaler Größe. Nach all meinen Erfahrungen will es mir scheinen, daß die Größe der Stifte und des Chordotonalstranges innerhalb ein und derselben Familie in hohem Grade konstant ist und unabhängig von der Körpergröße der in Frage kommenden Arten, die ja innerhalb einer Familie sehr variabel sein

kann. Die Gestalt der Stifte wechselt nicht allzusehr. Wenn wir sie mit den mannigfaltigen Formen der Orthopteren-Stifte vergleichen, so drängt sich die Ähnlichkeit mit den Cristastiften der Locustiden auf, wie sie von SCHWABE p. 112, Textfig. 12b abgebildet sind, und ein entsprechendes Schema bietet meine Textfig. F. Wie dort, so sind auch hier 8 Wandrippen vorhanden, die sich proximalwärts verdicken. Bei Acridiern sind 10 Wandrippen, bei Wasserwanzen nach HAGEMANN (p. 402) und WEFELSCHIED (p. 458) deren nur 5 vorhanden. Die Zahl der Rippen bei den Stiften des chordotonalen Organs der Schmetterlingsflügel scheint eine wechselnde zu sein, am basalen Teil sind es weniger, und VOGEL nimmt daher an, daß sie sich zum Köpfchen zu spalten. Die Zahl der Rippen eruierte ich an Querschnitten, die ich im Folgenden zur Beschreibung des Stranges heranziehen möchte. Auch Partien des mitgeschnittenen Trommelfelles (*T*) sind an einigen dieser Querschnitte mit abgebildet.



Fig. F.

In Fig. 34 (Imago) sind die besseren Schnitte einer 4μ Serie der Imago von *Callimorpha* ausgesucht und der bequemerem Orientierung wegen mit der Zahl bezeichnet, die dem Schnitt in der Reihenfolge zukommt, die vom Insertionspunkt des Stranges am Trommelfell beginnt (800:1). Somit stellen 19 u. 20 den 19. und 20. Schnitt dar, wenn 1 die Insertion des Stranges schneidet. In Schnitt 19 erkennt man einen Querschnitt durch den distalen Stift (d. St); bei hoher Einstellung der Mikrometerschraube ist das zentrale Köpfchen zu sehen, bei tieferer Einstellung die Wandrippen. Schnitt 20 gibt ein ähnliches Bild vom proximalen Stift (p. St); vom vorderen ist dagegen in diesem Schnitte die Stiftbasis zu sehen, mit den Wandrippen und dem zentralen Achsenfaden. Im umgebenden Plasma sind Zellgrenzen nicht wahrzunehmen, auch keine Abgrenzung gegen die Tracheenmatrix, nur ein Kern der letzteren (*TrzK*) ist zu sehen. Das Köpfchen des Stiftes ist solid und homogen; einen Kopfkanal, wie er bei Acridiern vorkommt, glaube ich nur in einem Methylenblaupräparat von *Arctinia* (Fig. 22) im distalen Stift (d. St) zu erkennen. Färberisch verhält sich die Substanz der Köpfchen anders als die der Wandrippen und der übrigen färbbaren Bestandteile des Stranges. Es färbt sich mit allen angewandten Kernfarbstoffen und auch mit Methylenblau um ein bedeutendes intensiver als jene. Speziell mit Safranin machte ich die Beobachtung, daß bei übermäßiger Differenzierung allein der Stiftkopf sein leuchtendes Rot

zurückhielt, während alles andere entfärbt ward. Ähnlich verhielten sich Methylenblaupräparate, die mit der Zeit bis auf die Substanz des Köpfchens ihre Farbe vollständig verloren hatten. Unter solchen Umständen fiel es mir auf, daß WEFELSCHEID bei *Plea* das Endknöpfchen heller fand als die Wandverdickungen des Stiftes. VOGEL führt die intensivere Färbung des Kopfes auf dessen kompaktere Beschaffenheit zurück und neigt der Ansicht zu, daß nicht nur Köpfchen und Rippen, sondern auch der Achsenfaden im Stifte ein organisch Zusammenhängendes bilden, von chitinöser Substanz. SCHWABE macht einen Unterschied zwischen der Wand am Kopf, die sich in keiner Beziehung von ihren übrigen Partien unterscheidet, und dem Inhalt, dem Knöpfchen, welches an seiner Basis mit dem Achenstrang in Verbindung steht, resp. aus ihm hervorgeht und unzweifelhaft als eigentliches Nervenende aufzufassen sei. Auch SCHWABE hält wenigstens die Wandung des Stiftes für Chitin, sich u. a. auf die Beobachtung HENSEN's stützend, daß die Stifte durch Kalilauge nicht angegriffen würden. Meinerseits möchte ich darauf aufmerksam machen, daß mir die Stifte elastische Gebilde zu sein scheinen, die durch Druck und Zug in ihrer Form verändert werden können.¹⁾ Ich fand sie kürzer und breiter oder länger und schmaler, je nachdem der Strang selbst weniger oder mehr gespannt war, was sich an den Falten der Cuticularhülle wahrnehmen ließ. Doch mögen hier auch die Arten der Fixierung mitgespielt haben. Chitinige Substanz habe ich bei diesen winzigen Objekten unmöglich feststellen können. Die Art und Weise, wie ich im Lehrbuch von CLAUS-GROBBEN (ähnlich äußern sich viele neuere Autoren) die Annahme SCHWABE's als feststehendes Forschungsergebnis dargestellt finde, scheint mir doch zu wenig begründet: „Diese Stifte sind chitinige, das Nervenende enthaltende Kapseln, vergleichbar den freien Sinneskegeln.“ Solange die analytischen Methoden noch so wenig ausgearbeitet sind, scheint es mir doch gewagt, über die Substanz derart subtiler Gebilde mehr als eine Vermutung zu hegen. —

In einiger Distanz, etwa 50—60 μ proximalwärts von den Stiften, fallen die großen Kerne der zugehörigen Sinneszellen auf (*SzK*). Sie sind nicht auf allen Präparaten gleich gut zu sehen, am schönsten

1) Die Elastizität der Stifte muß wohl auch sonst beobachtet worden sein, wenigstens finde ich von HENNEGUY folgende Definition des „clou scolopal“: „Celui-ci est une formation cunéiforme à extrémité distale élargie et creuse, à paroi élastique, réfringente et de nature chitineuse.“

in Fig. 20, 24 u. 26, und befinden sich, ausgenommen *Lithosia*, in einer Verdickung des Stranges. Bläschenförmig, oft mit 1 oder 2 Kernkörperchen und wenig Chromatin, erinnern sie an den Typus der Ganglienzellkerne. Keinerlei erkenntliche Zellgrenze sondert die Sinneszellen von dem übrigen Gewebe ab, wir sehen aber in Fig. 20 und 24 beide Kerne in oder neben einem Bündel von Fibrillen gelegen, das sich sowohl proximal wie distalwärts verjüngt. Proximal treten die Fibrillen in den Nerven ein, distal vereinigen sie sich mehr und mehr, bis sie zum proximalen Stift gelangen, wo sie in den Achsenfaden übergehen. Etwas abweichend ist die Fig. 26 (*Phalera*), indem hier der Nerv ohne wesentliche Veränderung, als kontinuierlicher Strang dichtgelagerter Fibrillen, an den Kernen der Sinneszellen vorübertritt, um sich kurz vor der Erreichung des proximalen Stiftes zu einem Achsenfaden zu verjüngen. Immerhin sind auch in Fig. 26 deutlich Fibrillen zu erkennen; derartige Präparate habe ich nur erzielt, wenn zur Fixierung FLEMMING'sche Flüssigkeit angewandt wurde. Mit allen anderen Fixierungsmethoden erhielt ich Bilder wie Fig. 25, 28 u. 29, woselbst zwar der Nerv bis zur Sinneszelle ein normales Aussehen hat, distal von ihrem Kern jedoch nur ein dünner dunkler Faden bis zum Stifte hinzieht.¹⁾ Solche Bilder stimmen gut mit manchen Abbildungen GRABER's überein, etwa mit seiner fig. 3 (1882), wo die entsprechenden Fäden in ganzer Ausdehnung als Achsenfäden bezeichnet werden. Aber auch in den Bildern der neueren Autoren, mit Ausnahme SCHWABE's, finde ich immer nur einen verlängerten Achsenfaden vor und keinerlei Fibrillen, deshalb weiß ich nicht, welche von den Bildern der Wirklichkeit entsprechen. SCHWABE faßt sich in dieser Frage sehr kurz: „Ich kann bestätigen, daß bei schlecht konservierten Präparaten die Fibrillen fast bis zum Kerne hin zu einem Strang zusammenkleben“ (p. 63).

Wir haben bisher stets nur bei einem Stift, dem proximalen, den zugehörigen Achsenfaden oder das Fibrillenbündel bis zum

1) Der Unterschied in der Wirkungsweise der Fixierungen wird durch den Vergleich der Figg. 25 u. 26 besonders deutlich. Beides sind Präparate ein und derselben Tierart, *Phalera*; beide sind in gleicher Weise mit Safranin gefärbt, dagegen das Fig. 25 entsprechende Präparat mit Sublimat-Alkohol, das andere, Fig. 26, nach FLEMMING behandelt worden. In Fig. 25 sehen wir einen feinen Achsenfaden vom Sinneszellenkern (Szk) bis zum Stift ziehen, und das Plasma erscheint verdichtet und hat sich von der Cuticula losgelöst. Fig. 26 weist die oben geschilderten Fibrillen auf. Die Kerne sind in beiden Figuren gleich gut erhalten.

Sinneszellenkern verfolgen können. Zwar ist auch bei dem anderen, dem distalen, Stift ein kurzes dünnes Fädchen zu sehen, das proximalwärts verläuft, doch nur an einem einzigen, mit Methylenblau gefärbten Präparat (Fig. 22, *Arctinia*) sehe ich diesen Faden ganz nah bis zum Sinneszellenkern herantreten. Das kurze Fädchen ist sonst auf vielen Figuren zu sehen, am besten auf Fig. 20, 28 und 29. Bei *Lithosia*, Fig. 27, ist an beiden Stiften der Faden nur eine kurze Strecke zu verfolgen. Daß auch der Faden des distalen Stiftes dem Achsenfaden der Autoren entspricht, dürfte außer Zweifel sein, zumal auch LEE (1884, p. 135) schreibt: „Ich habe die Achsenfaser nie bis zu einer Ganglienzelle hinauf verfolgen können.“ Wir müssen berücksichtigen, daß der Fibrillenkegel der zum proximalen Stift gehörigen Sinneszelle (= Terminalstrang VOM RATH'S) sich auch nur unter besonderen Umständen wahrnehmbar machen ließ, deshalb läßt sich annehmen, daß er bei dem kleineren, distalen Stift wegen seiner Zartheit nicht zur Geltung kommt, auch nicht als verlängerter Achsenfaden. Da auch der distale Sinneszellenkern kleiner ist, so scheint die geringere Größe für die ganze Sinneszelle, für ihre sämtlichen Bestandteile, charakteristisch zu sein.

Der Versuch, an Querschnitten den Zusammenhang des distalen Stiftes mit der Sinneszelle zu klären, verlief fruchtlos. Doch stimmen die Querschnitte mit den Totalpräparaten gut überein und heben manche Einzelheiten besser hervor. Die Schnitte 19 und 20 (Fig. 34) waren durch die Stifte geführt. Im nächstfolgenden Schnitt 21 ist noch die Basis des proximalen Stiftes (*p. St*) zu erblicken und links davon der zum distalen Stift führende Achsenfaden (*d. Ax*). Auf dem übernächsten Schnitt 23 ist dieser Achsenfaden bereits verschwunden. Wir erkennen nur als deutlichen dunklen, scharfkonturierten Punkt den zum proximalen Stift führenden Achsenfaden *p. Ax* in einem helleren ovalen Felde, wohl den Zelleib der Sinneszelle, und an der Peripherie einen Kern, den ich als Stützzellenkern bezeichne, da er beträchtlich von den platten Kernen der Tracheenzellen abweicht. Das Bild des Achsenfadens im helleren Felde ist ohne Unterbrechung durch mehrere Schnitte zu verfolgen, bis zum Schnitt 35 (rechts das zugehörige Trommelfell *T*), der einige interessante Einzelheiten wiedergibt. Hier liegen zwei annähernd ovale Felder eng aneinandergepreßt, im rechten kleineren ist der kleinere Kern (*d. SzK*) der distalen Sinneszelle gelegen, links dagegen immer noch der Achsenfaden der größeren, proximalen Sinneszelle. In eine Ecke gedrängt finden sich außerdem noch halbmondförmige, über-

einandergelegene Kerne (*StzK* u. *TrzK*) zweier Zellen, von denen zumindestens die innere nicht zur Tracheenmatrix zu rechnen ist. Der zweite, größere Sinneszellenkern (*p.SzK*) ist auf zwei Schnitte, 37 und 38, gekommen. Im ersteren von beiden Schnitten findet der Achsenfaden (*p.Ax*) sein Ende, im letzteren hat das kleinere ovale Feld aufgehört, und nur das größere mit dem Kern ist noch vorhanden. Im Schnitt 38 sind auch noch andere von den kleinen Stützzellenkernen. Ein Kern ganz besonderer Gestalt (*zK*) geht durch mehrere Schnitte und ist im breitesten Durchmesser in Schnitt 40 getroffen. Gegen die Auffassung als Kern einer Tracheenmatrixzelle spricht seine Größe und festbestimmte Lage. An Totalpräparaten, wo ich ihn auch als Stützzellenkern (Fig. 20, 24, 26, 28, *StzK*) bezeichnete, war er mit anderen Kernen gar nicht zu verwechseln. Stets befand er sich in der Verdickung des Stranges, in der die Sinneszellenkerne liegen, und an guten Präparaten, wie in Fig. 20, war auch zu erkennen, daß zwei solche Kerne vorhanden sind, der Zweifzahl der Sinneszellen entsprechend. Eine Entscheidung über das Wesen der zugehörigen Zellen läßt sich aber nach diesen Merkmalen nicht fällen.

Wenden wir uns dem distalen Teil des chordotonalen Stranges zu. Ein besonderes Interesse beanspruchen dort jene faserartig in die Länge gezogenen Zellen, die proximal dicht bis an das Stiftköpfchen herantreten und an einer ganzen Reihe von Präparaten mit Sicherheit festzustellen sind. Es sind augenscheinlich die Homologa der Kappenzellen SCHWABE's, ich möchte jedoch im folgenden den älteren Ausdruck HENSEN's „Deckzellen“ vorziehen. Die Kerne der Deckzellen (Fig. 20, 26, 28, 29, *DzK*) liegen in der Nähe der Stifte, manchmal sogar neben dem Stiftkopfe (Fig. 21), was gut mit den Befunden VOGEL's übereinstimmt. Die Kappenzellenkerne VOGEL's sind nur noch länglicher gestreckt, ebenso wie die nebenan liegenden Stifte jener Organe. Unter meinen Querschnitten sind in Schnitt 18 die Deckzellenkerne (*DzK*) getroffen und an der Peripherie ein größerer Tracheenzellenkern (*TrzK*), der einzige, der im distalen Teil des Stranges vorzukommen pflegt. Eine besondere Erscheinung, die ich bei einigen Deckzellen beobachten konnte, ist eine faserige Differenzierung nicht nur im distalen Teile, wie sie schon früher bekannt war, sondern auch im proximalen Teile derselben. Am deutlichsten ist dieselbe bei *Phalera* (Fig. 26) und an einem Zupfpräparat von *Phalera*, Fig. 25a, auf das nur ein Stift mit dem betreffenden Faserbündel geraten ist. Der faserige Zelleib grenzt an das Köpfchen,

vielleicht auch noch proximal an die Stiftwand. Jedenfalls müssen wir annehmen, daß die Deckzelle sich wenigstens soweit proximal ausdehnt, als ihr Kern nach dieser Richtung hin reicht, und auf VOGEL's Textfig. 3 reicht der Kern deutlich bis zur Mitte des Stiftes. Für eine Umhüllungszelle, die nach SCHWABE's Auslegung noch zwischen Stift und Deckzelle hin reiche, ist an dieser Stelle kein Raum vorhanden: das Köpfchen des Stiftes steht direkt mit der Deckzelle in Verbindung. In der neuen Arbeit von PFLUGSTAEDT über Halteren der Dipteren, die ich erst erhielt, nachdem ich meine Untersuchungen beendet hatte, finde ich in der Beschreibung des „kleinen Chordotonalorgans“ eine wesentliche Übereinstimmung mit meinen Befunden. Nach PFLUGSTAEDT tritt die Grenze der Deckzelle bis an die Stiftwand heran (p. 47). Bemerkenswert ist auch die Beobachtung HENSEN's (p. 200) an Locustiden, daß an zerrissenen Objekten der Stift an der Deckzelle (resp. an ihrer Zellwand) hängen blieb. Mit all dem ist nicht gegeben, daß die Sinneszelle am Stiftköpfchen ihr Ende erreicht. Es wäre möglich, daß ein Fortsatz der Sinneszelle, z. B. der sog. Endstrang, distal noch über das Stiftköpfchen hinaus neben oder in (letzteres die Auffassung der Autoren) der Deckzelle nach der Richtung zum Trommelfell hinzieht, ja vielleicht dieses noch erreicht.

Tatsächlich ist bei aufmerksamer Betrachtung auf einem der Präparate (Fig. 20) zu sehen, daß das Köpfchen des proximalen Stiftes in einen kurzen Faden ausläuft. Der Faden erinnert sehr an die entsprechende Bildung, die SCHWABE in seiner fig. 17b abbildet. SCHWABE (p. 69) gewann den Eindruck, daß dieses Gebilde eine Fortsetzung der Stiftwand sei (nicht des Endknöpfchens), war aber seiner Sache nicht sicher. VOGEL (p. 29) bezeichnet SCHWABE's Befund strikt als Endstrang,¹⁾ ein Gebilde, das bei einer ganzen

1) Mit „Endstrang“, besser Endfaden, ist die Distalchorda GRABER's bezeichnet worden, für die GRABER auch die Verdeutschung „distaler Faden“ gegeben hat. Verwechslungen durch unpassende Anwendung dieser Bezeichnung können nur zu leicht hervorgerufen werden. „Endstrang“ kann leicht mit „Terminalstrang“ VOM RATH's verwechselt werden oder mit dem faserartig verlängerten Ende eines chordotonalen Stranges, wie das von Seiten SCHWABE's im spindelförmigen Fortsatz des Acridierorgans (fig. 11 *Es/r*) um ein Haar geschehen wäre, oder mit der „Endfaser“, wie das von Seiten PFLUGSTAEDT's inzwischen geschehen ist. „Endfaser“ ist ein ganz anderes Gebilde, GRABER bezeichnete damit (p. 540) das faserartig verlängerte Ende des Scolopophors, also die Deck-(Kappen)-

Anzahl verschiedener Chordotonalorgane regelmäßig vorzukommen pflegt. Nach VOGEL's Auffassung bildet der Endstrang den letzten Rest des Zusammenhanges der Sinneszelle mit der Cuticula. PFLUGSTÄEDT (p. 50) faßt den bei Chordotonalorganen der Dipteren-schwinger gefundenen Endstrang, wie es scheint, unabhängig von VOGEL, ebenfalls als Fortsatz der Sinneszelle (und zwar als Verlängerung der Rippen des Stiftes!) auf, der die Deckzelle durchläuft und sich mit der Cuticula in Verbindung setzt. Gegen diese Anschauung läßt sich nichts einwenden; doch halte ich es für möglich, daß in meinem Präparat (Fig. 20) sich an der betreffenden Stelle die Fasern des Deckzellenplasmas nur enger aneinandergelegt haben und derart einen Strang bilden.

Die Deckzellen lassen sich nicht bis an die Cuticula des Trommelfelles verfolgen, distal verschwinden sie in einem Komplex langgestreckter, größerer Zellen (*acc. ZK*), die den akzessorischen Zellen VOGEL's am Schmetterlingsflügel entsprechen.¹⁾ Damit soll nicht gesagt sein, daß nicht vielleicht doch die Deckzellen (sowohl als auch die Sinneszellen) mittelst äußerst feiner Fortsätze zwischen den akzessorischen Zellen bis zum Trommelfell hindurchstreichen. Die Zahl der akzessorischen Zellen beläuft sich wahrscheinlich auf 3—5. Speziell bei *Callimorpha* scheinen es nach sehr klaren Totalpräparaten der Puppe (Fig. 30 u. 31) nur 3 Zellen, resp. Zellkerne zu sein; in den meisten anderen Familien sind es wohl mehr. Die Querschnitte trugen zur Ergründung dieser Zahl wenig bei, wie sich erwarten ließ. Denn viele Details verschwanden darüber, daß das Plasma jener Zellen auf weite Strecken hin dicht mit lichtbrechenden Körnchen durchsetzt ist, die schwarz gefärbt werden und daher wie Pigment aussehen, aber eher als Absonderungsprodukt der Zellen zur Cuticularbildung (Chitinogenese) aufzufassen sind. Im Puppen-

zelle, und SCHWABE benutzt diesen Ausdruck ganz richtig für die Kappenzellen der Subgenualorgane.

Den Endfaden hielt GRABER für eine Fortsetzung des Stiftes selbst und sprach deshalb auch von „fadenköpfigen“ Stiften. Meist werden sie jedoch als „amphinematische“ Stifte bezeichnet (vgl. SCHWABE's fig. 11 *Estr*). Die Bezeichnung im Text als „Endstrang“ hat SCHWABE wohl absichtlich vermieden.

1) Die Ähnlichkeit dieser Zellenlage mit der von ADELUNG am Subgenualorgan der Locustiden beschriebenen scheint mir doch recht geringfügig. Außer bei Locustiden kommen diese Zellen auch am Subgenualorgan der Grylliden vor (SCHWABE).

stadium sind dementsprechend die lichtbrechenden Körnchen in größeren Massen ausgebildet, persistieren aber auch noch bei jungen Imagines. Auf Querschnitten von *Callimorpha* waren drei gesonderte Stränge von dichtgelagerten, lichtbrechenden Körnchen zu verfolgen, die im Schnitt (13) 3 akzessorische Zellkerne (*acc. ZK*) unscharf erkennen lassen. Weil das äußere (epidermale) Trommelfellepithel an vielen Stellen mit ebensolchen Körnchen durchdrungen ist, so weist das auf die Abstammung der akzessorischen Zellen von diesem Epithel hin. In den Deckzellen habe ich dieses Produkt der Differenzierung des Plasmas nie gesehen. Die akzessorischen Zellen sind distal zu einem Strang ausgezogen, der mit dem entsprechenden Gebilde im spindelförmigen Fortsatz des Acridierorgans zu vergleichen wäre, das sich in ähnlicher Gestaltung mit dem Trommelfell in Verbindung setzt, nur mit dem Unterschied, daß es aus Deck-(Kappen)Zellen besteht. Ein Schnitt (1), durch das Trommelfell und die Insertion des chordotonalen Stranges geführt, läßt den halbkugelig nach innen vorgewölbten Chitinstiel des Stranges erkennen, der offenbar eine cuticulare Ausscheidung der ihm anhaftenden langgestreckten akzessorischen Zellen ist. Es ist begreiflich, daß die akzessorischen Zellen, die dem Trommelfell an einer minimalen Oberfläche anhaften, an dieser Stelle mehr Cuticula anhäufen als die Plattenzellen des Trommelfelles, die ihre Cuticula auf einer größeren Fläche ausbreiten. Die histologischen Verhältnisse des Trommelfelles selbst sind im Kapitel über die Entwicklung des Trommelfelles behandelt, wozu letztere besseren Aufschluß über seine Zusammensetzung gibt.

Ein paar Worte sollen hier noch den Methylenblaupräparaten (Fig. 22—23) gewidmet sein. Wenn wir uns nur an die blau gefärbten Teile halten, so sehen wir in Fig. 23 den Nerven (*N*) gleichmäßig intensiv gefärbt distal bis zur Sinneszelle (Kern derselben *SzK*) herantreten, wo er sich augenscheinlich in Neurofibrillen auflöst, denn die gefärbte Partie verbreitert sich hier. Diese spindelförmige, verbreiterte Stelle verjüngt sich allmählich distal zu einem dünnen Faden (*p. Ax*), der sich bis zum proximalen Stift (*p. St*) hinzieht. Bei den Stiften sind besonders die Stiftköpfe intensiv gefärbt. Da die Konzentration und die Menge der Lösung, die ich zur Injektion verwandt hatte, eine recht beträchtliche war, so ist der Farbstoff auch auf die Umgebung der Stifte hinübergetreten. Das andere, schwächer gefärbte Präparat, Fig. 22, zeigt die Stiftköpfe als gefärbte Objekte von ihrer Umgebung scharf abgegrenzt

und so war auch die Mehrzahl der Präparate, die ich noch angefertigt habe. In Fig. 22 sind sonst nur die Achsenfäden, diesmal beide (*d. Ax* u. *p. Ax*), gefärbt. In den Sinneszellen sind die aufgelösten Fibrillen wohl zu zart, um sichtbar zu sein.

Im Anschluß an die Beschreibung der einzelnen Zellschichten möchte ich noch eine kurze Übersicht etlicher Verschiedenheiten des chordotonalen Stranges geben, soweit sie für die einzelnen Genera oder Familien charakteristisch sind. Wie in anatomischen Merkmalen, kann auch in bezug auf histologische Details das Genus *Lithosia* zum Ausgangspunkt genommen werden, weil wir hier die einfachsten Verhältnisse antreffen. An dem an und für sich nicht sonderlich gelungenen Präparat Fig. 27 sind viele Einzelheiten nicht wahrzunehmen und ob die Kerne (*K*) am distalen Ende zu Deckzellen oder zu akzessorischen Zellen zu rechnen sind, läßt sich nicht entscheiden. Es könnte sein, daß eine von beiden Zellschichten dem Strange dieser Gattung abgeht. Bedeutungsvoll ist aber, in welcher geringer Distanz die Stifte selbst vom Trommelfell entfernt sind. Bei allen anderen Arten ist diese Distanz bei weitem größer und in ihrem Verlauf strangartig ausgebildet, was bei *Lithosia* nicht der Fall ist. Der ganze chordotonale Strang ist hier ein gleichmäßig langgestrecktes und bandartig flachgedrücktes Gebilde, ohne besondere Strukturverschiedenheiten, Verdickungen und faserartige Differenzierungen, die an bestimmten Stellen lokalisiert sind. Die übrigen Arten haben einen davon stark abweichenden, mit Ausnahme von *Plusia* mehr oder weniger übereinstimmenden Habitus, und die vorkommenden Verschiedenheiten lassen sich unschwer aufeinander zurückführen. So zeichnen sich Arctiiden (*Callimorpha* Fig. 29, *Hypocrita* Fig. 28, *Arctinia* Fig. 22) durch die Größe des Stranges und der Stifte aus. Die Cymbide *Earias* (Fig. 24) hat abweichend gebaute Stifte, an denen ich in der mittleren Zone als Wandverdickung einen soliden Ring zu erkennen glaube, wie er bei *Corixa* von HAGEMANN beschrieben wird. Bei der Notodontide *Phalera* (Fig. 25, 26) sind Deckzellen und akzessorische Zellen nah aneinandergerückt und klumpenartig zusammengeballt, so daß eine ungewöhnlich starke Verdickung des Stranges entsteht. Die Noctuide *Mamestra* (Fig. 20) hatten wir schon zu Beginn der histologischen Beschreibung zur Norm genommen. Erst bei der Noctuide *Plusia* (Fig. 21) treffen wir auf einen Bauplan des Stranges, der wohl nach bestimmter Richtung fortgeschritten erscheint. Ich lege Gewicht auf die äußerst lang und schmal zu einem Strang ausgezogenen

akzessorischen Zellen, in deren Ausbildung *Plusia* gegenüber der Mehrzahl der Arten nach derselben Richtung hin abweicht wie letztere gegenüber *Lithosia*. Infolge der bedeutenden Verlängerung des distal von den Stiften befindlichen Teiles des chordotonalen Stranges bei *Plusia* sind die Stifte selbst so weit vom Zentrum des Trommelfells entfernt, wie wir das bei keiner anderen Art vorfinden.

Es wäre nun naheliegend, den Schluß zu ziehen, daß die morphologischen Befunde durch die histologischen nur gestützt würden, daß die Veränderungen des Stranges ihren Weg in der Reihenfolge derselben Arten (*Lithosia* — *Mamestra* — *Plusia*) genommen haben, die wir aus vergleichend anatomischer Betrachtung als die natürliche ansehen dürfen. Dem entgegen ist aber wohl zu bedenken, daß diese Abstufung vorzugsweise auf der Konfiguration des distalen Endes des chordotonalen Stranges gegründet ist und daß z. B. bei den chordotonalen Organen der *Corethra*-Larve u. a., wo ja wohl zweifellos primitive Verhältnisse vorliegen, da es sich nicht um Vervollkommnung zu tympanalen Organen handelt, enorme Längsstreckungen der entsprechenden Zellen vorhanden sind. Allein aus der Kürze und Gedrungenheit der Elemente kann man demnach nicht ohne weiteres auf eine primitive Stufe schließen. Eine Entscheidung in dieser Frage wird um so schwerer, als wir nicht wissen, ob nicht unser tympanales Chordotonalorgan auf ein bereits vorgebildetes metameres Chordotonalorgan der Raupe zurückzuführen ist und welche Ausbildung dieses eventuelle Raupenorgan besitzt, das nach meinen nachfolgenden Untersuchungen im Puppenstadium jedenfalls beträchtlichen Umformungen unterworfen sein würde.

b) Aus der Entwicklung des Chordotonalstranges.

Die Entwicklung eines chordotonalen Organs ist bisher nur von SCHÖN untersucht worden, bei *Apis mellifica*. SCHÖN konstatierte, daß sämtliche Zellenschichten des Organs, auch die Sinneszellen, ihren Ursprung aus der Epidermis nehmen. An einer kontinuierlichen Reihe von Bildern ist die Entstehung und Anordnung der Zellenlagen anschaulich gemacht, so daß wir über den zeitlichen Verlauf der Entwicklung im großen Ganzen Bescheid wissen. Leider hat sich eine wichtige Frage, die Herkunft der Stifte, auf diesem Wege nicht lösen lassen. SCHÖN fand die ersten Anlagen der Stifte im distalen Ende der Umhüllungszelle (p. 463); wie sich jedoch

die Sinneszelle von der letzteren abgrenzt, so daß die Stifte ihr angehören, ist auch an Bildern von Imagines nicht klargestellt.

Die von mir vorgenommenen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen können leider auch nur partiellen Wert haben, denn technische Schwierigkeiten machten es mir unmöglich, die jüngeren Puppenstadien zu untersuchen, die viel interessanter sein dürften als die älteren, die ich verwenden konnte. Die 4 Bilder der Totalpräparate, welche ich gebe, repräsentieren den Chordotonalstrang von Puppen der *Callimorpha* (Fig. 30 u. 31) in 2 aufeinanderfolgenden Stadien, ferner der Noctuide *Panolis* (Fig. 32) und der Lymantriide *Dasychira* (Fig. 33). Weitere Präparate von *Lymantria* habe ich nicht abgebildet, da sie im wesentlichen mit *Dasychira* übereinstimmen. Durch den pupalen Strang von *Callimorpha* ist dann auch die 3 μ Querschnittserie Fig. 35, Puppe, hergestellt worden, die besser gelungen ist als die entsprechende Serie der Imago und besonders die Abgrenzung des Tracheenepithels vom eigentlichen Strang schärfer wiedergibt. Da in dem vorliegenden Stadium die Tympanalblase leer, nicht mit Luft gefüllt ist, so ist der Strang zwischen Trommelfell und innerer Blasenwand, die einander anliegen, eingepreßt. Beide Epithelien, resp. Wände sind in Schnitt 1 und 39 miteingezeichnet. Unter den Totalpräparaten ist besonders dasjenige von Fig. 30 gelungen, denn es ist das einzige, wo ich den Eindruck habe, daß Tracheenzellenkerne von den Kernen der eigentlichen Strangzellen gut zu unterscheiden sind. Die Tracheenzellenkerne sind flach, sehr blaß gefärbt und kaum zu sehen. Die übrigen Kerne, mit Ausnahme der Sinneszellenkerne, sind im Gegensatz dazu sehr intensiv gefärbt, wobei das Chromatin eine Differenzierung in viele kleine Punkte angenommen hat.

In den Hauptzügen stimmen die abgebildeten Totalpräparate des pupalen Stranges mit denjenigen der Imago überein, und eine Beschreibung des allgemeinen Aussehens der Stranges können wir uns ersparen. Nur sei bemerkt, daß wie dort so auch hier Zellgrenzen nicht zu erkennen sind. Mehr Interesse beanspruchen gewisse Einheiten. In den Stiften erregt die Aufmerksamkeit das Vorhandensein von einem oder mehreren Körnchen. Im jüngeren Stadium von *Callimorpha* (Fig. 31) finden wir im proximalen Stift ein größeres Körnchen dicht unter dem Kopfe; im distalen Stift sind dagegen zwei kleinere dieser Gebilde. Das ältere Stadium von *Callimorpha* (Fig. 30) weist in beiden Stiften nur je ein Stiftkörnchen auf. Bei anderen Arten treffen wir auf eine sehr wechselnde Zahl dieser selt-

samen Gebilde. Bei *Dasychira* (Fig. 33) sind es zwei, bei *Lymantria* fand ich ganz deutlich drei Körnchen, bei *Panolis* (Fig. 32) wiederum eines. Ob diese Zahlen für gewisse Arten charakteristisch sind oder aber in verschiedenen Entwicklungsstadien wechselnd auftreten, habe ich an dem wenig umfangreichen Material nicht bestimmen können. Nach den Querschnitten zu urteilen, kommen auch bei *Callimorpha* unter Umständen drei Körnchen vor. Ich glaube sie in Schnitt 28 des distalen (*dSt*) und Schnitt 35 des proximalen Stiftes (*pSt*) wiederzuerkennen, falls es sich nicht um Artefakte handelt. (Die bedeutende Distanz beider Stifte voneinander, die durch die vielen dazwischenliegenden Schnitte erkennbar ist, weist nach meinen Erfahrungen auf ein verhältnismäßig junges Puppenstadium hin.) Der Achsenfaden, in Schnitt 36 sehr deutlich ausgefallen, ist in den vorhergenannten Schnitten nicht zu erkennen, es wäre also möglich, daß er an den Körnchen endet oder aber ihnen als Aufhängeapparat dient. Für das letztere sprechen einzelne Totalpräparate der ausgebildeten Tiere, wo ein sehr reduziertes Körnchen (vgl. Textfig. F1), das mit stärksten Vergrößerungen gerade noch wahrnehmbar ist, dem Achsenfaden eingeschaltet erscheint. Ich fand es sowohl bei der Imago von *Mamestra* als auch bei *Callimorpha*, also in ganz verschiedenen Familien. In der Literatur finden sich über ähnliche, im Stift gelegene Gebilde einzelne verstreute Angaben. LEE (p. 136, 1884) beschreibt an den Chordotonalorganen der Larven von *Simulium* eine „Terminalknospe“, hart unter dem Stiftkopfe, an der die Achsenfaser endet. Er hat sie „wiederholt und mit aller nur wünschenswerten Klarheit gesehen“ und hält sie entweder ganz oder nur im oberen Abschnitt für hohl. Seine fig. 11 läßt vermuten, daß diese Terminalknospe in dem unteren, kugligen, soliden Abschnitt mit dem von mir gefundenen Stiftkörnchen zu vergleichen sei, nicht mit dem oberen, hohlen Teil. Die Körnchen der Lepidopteren-Puppen-Stifte färbten sich dermaßen intensiv, daß ich sie für vollständig solid halten muß. — Ferner scheint auch HAGEMANN bei *Corixa* ähnliches gesehen zu haben. Im allgemeinen hält HAGEMANN (p. 404) zwar das Endknöpfchen für das eigentliche Nervenende, aber in einigen Präparaten schien ihm der Achsenfaden nicht bis zum Knöpfchen zu verlaufen, sondern kurz vorher knopfartig verdickt zu enden. Zu derartigen Gebilden dürfte auch das spulenförmige Körperchen der Stifte des Subgenualorgans und Zwischenorgans der Locustiden zu rechnen sein, welches nach SCHWABE in den Verlauf des Achsenstrangs im Stifte eingeschaltet ist. Schließ-

lich beschreibt noch PFLUGSTAEDT (p. 48) in den Stiften des kleinen Chordotonalorgans der Dipteren-Schwinger ein kleines Knöpfchen in dem Achsenfaden kurz vor dem Endknopf, das, nach den Abbildungen zu urteilen, in Lage und Gestalt mit meinem Stiftkörnchen vollkommen übereinstimmt. Anderweitige Befunde derartiger Gebilde sind mir außer den erwähnten nicht bekannt geworden. Für die Organe im Puppenstadium scheinen die Körnchen etwas ganz Charakteristisches zu sein, denn ich habe sie noch an keinem Präparat vermißt. Im übrigen weichen die pupalen Stifte, soweit sie mir vorlagen, nicht wesentlich von imaginalen Stiften ab. Nur im jüngeren Stadium von *Callimorpha* (Fig. 31) finde ich die Stiftköpfe nicht aus einheitlicher Substanz bestehend, sondern aus mehreren Stücken zusammengesetzt. Eine ähnliche Zusammensetzung des Kopfes beobachtete auch LEE (1884, p. 137) und hielt sie für ein allgemeines Merkmal der larvalen Stiften der Dipteren. Im proximalen Stift von *Dasychira* (Fig. 33) scheint das flache Köpfchen auch einen Kopfkanal zu besitzen, doch habe ich einen Kanal mit dieser Ausnahme bei Puppen sonst nicht bemerken können.

Die Kerne der Sinneszellen sind nur in Fig. 32 (*SzK*) von *Panolis* gut zu erkennen. Wenn ich sie in den anderen Totalpräparaten nicht finden kann, so rechne ich die Schuld der besonderen Färbmethode mit Safranin¹⁾ an, die sonst nur zur Darstellung von Mitosen angewandt wird. Auf den Querschnitten sind die Sinneszellenkerne in Schnitt 50 (*d. SzK*) und Schnitt 53 (*p. SzK*) ganz scharf zu sehen, trotzdem die letzten Schnitte der Serie, von Schnitt 47 an beginnend, etwas verwischt aussehen, weil hier der Strang schräg getroffen war. Der verlängerte Achsenfaden, der zum proximalen Stift führt, ist auf allen Präparaten zu sehen, auch auf Querschnitten ist er in Schnitt 39 (*p. Ax*) und Schnitt 51 kontinuierlich zu verfolgen. Der schwarze Punkt, der den Achsenfaden im Querschnitt darstellt, liegt in einem hellen ovalen Felde, wohl dem Querschnitt der Sinneszelle, ebenso wie in den entsprechenden Bildern

1) Beim Differenzieren dieser mit Safranin gefärbten Objekte fügte ich versuchs halber dem Alkohol etwas Salzsäure zu, deren eigenartige Wirkungsweise auf gewisse Bestandteile der Nervenzellenkerne ich von BETHE (1903) hervorgehoben fand. Das Resultat war umgekehrt, wie ich es erwartete. Die Sinneszellkerne waren nicht zu finden, die übrigen Kerne und vor allem die Stifte kamen, besonders in Fig. 30, vorzüglich zur Geltung

der Imago. Indessen ist auf einzelnen Schnitten, wie Schnitt 39 und Schnitt 41, ganz deutlich nebenan ein zweites kleineres Feld zu sehen, wahrscheinlich der distale Fortsatz der zweiten Sinneszelle. Der Achsenfaden des distalen Stiftes ist auf Totalpräparaten und Querschnitten, wie auch sonst, nur eine kurze Strecke zu verfolgen, auf einem eingeschalteten Schnitt (36a) einer anderen Serie liegt er (*d. Ax*) offenbar in dem erwähnten kleineren ovalen Felde, dem Querschnitt der distalen Sinneszelle. Nach den Querschnittsbildern zu urteilen, sind die Sinneszellen nach den Stiften hin lang und dünn ausgezogen, wogegen mehrere Autoren, SCHWABE, VOGEL und PFLUGSTAEDT, kurz vor dem Stift eine breite, scharf abgegrenzte Vacuole beschreiben. Eine solche Vacuole habe ich nirgendwo gesehen; ich konstatiere nur, daß sich auf vielen Totalpräparaten, der Puppe (Fig. 30) sowohl als der Imago (Fig. 20, 24, 26 u. 28), proximal vom proximalen Stift ein etwas hellerer Raum befindet, der sich aber nicht scharf abgrenzt.

Im proximalen Teil des Stranges sind noch Stützzellen vorhanden. Besonders scharf sind die Kerne der Stützzellen auf dem Totalpräparat Fig. 30 ausgefallen. Neben den Stiften ist gleichfalls ein solcher Kern (*StzK*) gelegen; wir finden ihn auch im Querschnitt 36a. Proximal befinden sich im Totalpräparat noch zwei Paar Stützzellenkerne, zwei größere und zwei kleinere. Auf den Querschnitten kann ich nur ein einziges Paar in Schnitt 47 und Schnitt 50 mit Sicherheit feststellen. Obgleich in den Querschnitten des pupalen Stranges das Tracheenepithel als äußere Hülle schärfer abgegrenzt erscheint als bei der Imago, so ist doch bei vielen Kernen schwer zu entscheiden, ob sie der Tracheenmatrix oder dem eigentlichen Strang angehören.

Weniger Schwierigkeiten bietet die Entzifferung der distal von den Stiften gelegenen Partien des Stranges. Auf den Totalpräparaten (Fig. 30—33) sind die Deckzellen gut zu sehen, um so mehr, als die Stifte im Puppenstadium weiter proximal von den akzessorischen Zellen entfernt sind und im vergrößerten Zwischenraum die langgestreckten Deckzellen besser hervortreten. In Fig. 31, dem jüngeren Stadium von *Callimorpha*, macht es durchaus den Eindruck, als ob die einzelnen Stücke des unfertigen Kopfes in das Plasma der Deckzelle eingebettet wären. Auch die Kerne der Deckzellen (*DzK*) sind in den Fig. 30, 32 u. 33 wohl zu erkennen und kommen stellenweise neben dem Stiftkopf zu liegen. Im Puppenschnitt 25 sind beide Deckzellenkerne nebeneinander auf einen Schnitt geraten.

Die akzessorischen Zellen befinden sich an ihrer normalen Stelle. Die lichtbrechenden Körnchen (*l. K*), schwarz gefärbt, liegen anfangs mehr proximal von den Kernen (*acc. ZK*), später scheinen sie distal vorzurücken. Die Zahl der akzessorischen Zellkerne beträgt bei *Callimorpha* 3, bei *Panolis* (Fig. 32) und *Dasychira* (Fig. 33) sind es wohl 4. Der mit zahllosen feinen Körnchen durchsetzte Puppenschnitt (17) gibt, ebenso wie die anderen Schnitte, wenig Aufschluß über diese Zahl, doch habe ich wenigstens feststellen können, daß sich in dieser Partie des Stranges immer nur ein einziger Kern des Tracheenepithels (Schnitt 17, *TrzK*) vorfindet, der an Totalpräparaten oft einen weiteren akzessorischen Zellkern vortäuscht. Die distale Partie des pupalen Chordotonalstranges ist breiter als bei der Imago und nicht faserig differenziert (vgl. auch Schnitt 5), auch das Plasma der Deckzellen weist noch keinerlei faserige Differenzierung auf. Die Insertion am Trommelfell (*T*) läßt am Stiel einzelne verdickte Stellen erkennen, die vielleicht der getrennten Endigung der einzelnen Zellen entsprechen. Die Beschreibung des pupalen Trommelfelles selbst ist im nächsten Kapitel gegeben.

Schwer zu erklären ist die Lage der Stifte mitsamt den Deckzellen im pupalen Zustand. Je jünger das Stadium ist, desto weiter entfernt sind sie von der distalen Endigung des Stranges. Auf Grundlage des biogenetischen Prinzips hätten wir eigentlich erwarten müssen, die Stifte im embryonalen Zustand näher der Insertionsstelle des Stranges am Trommelfell vorzufinden, wie sie etwa bei *Lithosia* im Strange der Imago gelegen sind. Auf irgendwelche Erklärungsversuche will ich hier nicht eingehen. Beobachtungen über noch frühere Stadien des Stranges werden diese Frage am ehesten lösen.

Wir wissen ja auch nicht, ob die gesamten Bestandteile des Stranges in der Puppe neu gebildet werden oder ob nicht eher, was doch sehr gut möglich wäre, ein metamerisches chordotonaies Organ der Raupe herangezogen wird und nur im Puppenzustand einige Modifikationen erleidet. Chordotonaie Organe sind von GRABER bei Raupen der Gattung *Tortrix* gefunden, sie dürften also wohl bei allen Raupen vorkommen. Zwar sind tympanale Organe bei Tortriciden nicht gefunden, sie brauchen aber nicht in allen Familien zur Ausbildung gelangt zu sein, wenn auch chordotonaie Organe vorhanden waren. Nach GRABER ist das Organ der Raupe „tetrascolop“: und Systeme mit 4 Stiften sind uns durch v. KENNEL in den Tympanalorganen der Spanner und Zünsler bekannt geworden.

Da ferner als Funktion der chordotonalen Organe der Raupe das Gehör einige Wahrscheinlichkeit beanspruchen darf, so ist es der Beachtung wert, daß auch über das Hörvermögen der Raupen einige Beobachtungen vorliegen. ROTHKE und FISCHER sprechen den Raupen einiger Nymphaliden Gehör zu. KIRBY (1833) erwähnt eine von BONNET gemachte Beobachtung über Gehör bei Raupen. Und von einigen anderen Raupen (*Smerinthus*, *Acherontia*, *Saturnia*) liegen sogar Beobachtungen über Lautäußerungen vor. (Nach AIGNER-ABAFI.)

Wenn wir die Übereinstimmung der Chordotonalorgane, besonders ihrer als Scolopophoren¹⁾ bezeichneten Teile, ins Auge fassen, so dürfte es gerechtfertigt erscheinen, hier Analogieschlüsse gelten zu lassen, um aus bekannten und leichter erforschten Insecten-Ordnungen die einmal festgestellten allgemeinen Verhältnisse auch auf die Organe jener Gruppen zu übertragen, wo sie aus technischen Gründen nicht in gleicher Weise der Detailforschung zugänglich sind. Als Ausgangspunkt für die Erforschung chordotonaler Organe sind die Organe der *Corethra*-Larve und anderer Dipteren aufzufassen, die durch GRABER genau untersucht sind und ein gutes Beispiel für einfachen, typischen Bau abgeben.

Eine weitere Grundlage, auf der sich unsere Erfahrungen aufbauen, geben die komplizierteren Organe der Orthopteren, die zahlreiche Bearbeiter fanden und, besonders seit den umfassenden Studien SCHWABE's auf diesem Gebiete, zum Leitfaden für die Erforschung der übrigen stifttragenden Sinnesorgane herangezogen werden. Nach SCHWABE besteht ein Scolopophor der Orthopteren aus der stifttragenden Sinneszelle, die distal und seitlich von der „Umhüllungszelle“ eingeschlossen ist und auf dem distalen Teil der letzteren dann noch die „Kappen(Deck-)zelle“ müthenartig aufsitzen hat. Die Kappenzelle inseriert distal an dem Integument.

In der Auffassung der Scolopophoren weicht SCHWABE von den älteren Autoren, besonders GRABER, stark ab; doch finde ich diesen gewichtigen Umstand in den neueren Arbeiten nirgendwo gebührend

1) Scolopophor ist die Bezeichnung für das aus einer einzigen Sinneszelle, mitsamt den Stützzellen, bestehende Einzelorgan. Aus einer mehr oder minder großen, meist für die Species charakteristischen Anzahl von Einzelorganen pflegen die Chordotonalorgane zusammengesetzt zu sein.

hervorgehoben. Die älteren Autoren vertreten wesentlich den Standpunkt, daß die Scolopophoren aus einer peripheren Ganglienzelle bestehen, die mit einer nebenan befindlichen aparten stifttragenden Sinneszelle in Verbindung steht. GRABER hielt (p. 538) die Scolopophoren für „mehrzellige Bildungen, die nur mit ihrem aus der terminalen Ganglienzelle entspringenden Endabschnitt, dem Scolopophor im engeren Sinne und auch nur teilweise anderen Sinneszellen gleichgestellt werden dürfen.“ Ich kann GRABER'S Ausführungen nicht klar verstehen, doch macht es den Eindruck, als habe GRABER bei Dipteren diejenige Zelle, die SCHWABE bei Orthopteren als Sinneszelle bezeichnet, für eine Ganglienzelle gehalten, als Sinneszelle jedoch den „Endabschnitt des Scolopophors“ angenommen, welcher der Kappenzelle SCHWABE'S entsprechen dürfte. Ähnlich scheint CLAUS in den älteren Auflagen seines Lehrbuches den Sachverhalt aufgefaßt zu haben: seine Ganglienzelle entspricht der Sinneszelle SCHWABE'S, seine „Endzelle“ der Kappenzelle SCHWABE'S und enthält den Stift. Die Hauptfrage ist also offenbar die: in welcher der vorhandenen Zellen eigentlich der Stift enthalten ist, was bei dem Mangel deutlicher Zellgrenzen nicht ohne weiteres festzustellen ist. — Eine etwas abweichende, auch ungenaue Anschauung in dieser Frage wird noch von HENSEN an einer Stelle geäußert. Nach HENSEN (p. 201) mögen die „Seitenzellen“ (Umhüllungszellen ADELUNG'S und SCHWABE'S) die Seitenteile der Stifte ausgeschieden haben.

Eine wichtige Änderung in der Auffassung der Scolopophoren, die sich seit SCHWABE Bahn gebrochen hat, besteht nun darin, daß die Ganglienzelle früherer Autoren als eigentliche Sinneszelle gekennzeichnet wird, die das Nervenende, den Stift, einschließt. Ich muß gestehen, daß mir diese Auffassung anscheinend mehr Schwierigkeiten bereitete als SCHÖN (1911) und VOGEL (1912), die sich SCHWABE anschlossen, ohne auch nur ein Wort zu verlieren. Die distale Grenze der Sinneszelle SCHWABE'S habe ich an meinen Präparaten nicht eruieren können, ein Vergleich mit den Abbildungen SCHWABE'S ergab jedoch, daß auch daselbst niemals der Stift ganz in der Sinneszelle liegend, von dieser eingeschlossen zu sehen ist, wie es allein seine schematische Textfig. 7 darstellt. Es ist zwar bei Orthopteren nur ein kleiner Abschnitt des Stiftes, der nach SCHWABE'S Befunden mit anderen Zellelementen in Berührung tritt: nur „an der äußersten Stiftspitze sind Umhüllungszelle, Sinneszelle und Stiftwand zu einer Kontur reduziert“ (p. 65). Schwierigkeiten besonderer Art treten uns jedoch in

den „amphinematischen“¹⁾ Stiften entgegen, wo als Fortsetzung der Stiftspitze ein Endfaden (Distalchorda GRABER's) tief in die distal gelegene Kappenzelle eindringt, mitunter bis zur Insertionsstelle dieser Zelle am Integument hin reichend. Die von SCHWABE für Acridier vertretene Auffassung, daß der Stiftkörper auch distal von der Umhüllungszelle umhüllt sei, läßt sich hier jedenfalls nicht durchführen; ein großer Teil des Stiftkörpers oder seines distalen Fortsatzes berührt zweifellos die Kappenzelle, und es fragt sich, ob er nicht in dieser gebildet wird, was mir, theoretisch genommen, nicht ausgeschlossen erscheint. Wem es ungewöhnlich scheinen mag, daß in chordotonalen Organen eine periphere Ganglienzelle und eine stifttragende Sinneszelle getrennt nebeneinander bestehen sollten, den möchte ich auf die in der Histologie zweifellos ohne Beispiel dastehende Erscheinung von Sinneszellen hinweisen, die der Länge nach zwei aufeinanderfolgende langgestreckte Epithelzellen (Hüll- und Kappenzelle) durchbohren und in diesen, wie in einem Futteral, eingebettet drin stecken. Sollte diese letztere Anschauung wirklich so feststehendes Forschungsergebnis sein, daß jede Erörterung darüber überflüssig wird?

Mir persönlich scheint auf Grund des oben Dargelegten die Zugehörigkeit der Stifte zur Sinneszelle SCHWABE's nicht definitiv entschieden, wenn auch wahrscheinlich. Gleichfalls für nicht entschieden halte ich auch die Frage, ob der Endfaden, also das distale Ende des Stiftkörpers resp. der Sinneszelle SCHWABE's, die Kappenzelle durchbohrt — oder ob sie neben der Kappenzelle zum Integument hin verläuft. Das letztere halte ich für wahrscheinlich.

Eine eigene Auffassung in den erörterten Fragen vertritt BERLESE in seinem Handbuch der Entomologie. Nach BERLESE, soweit ich ihn verstanden, ist der Stift eigentlich nichts anderes als die durch Chitinabsonderung verdickte Zellwand der Umhüllungszelle, an der Grenze des distalen Endes der Sinneszelle. Der Stift wäre danach gleichsam eine Hülse, die das distale, nervöse Ende der Sinneszelle einschließt. Man müßte also nach BERLESE von stifttragenden und nicht, wie der genauere Terminus heißt, von stift-

1) Derartige „amphinematische Stifte“ sind neuerdings durch VOGEL bei Lepidopteren und durch HAGEMANN bei den Wasserwanzen bekannt geworden. Bei Dipteren waren sie früher schon bekannt, zuerst von WEISMANN (1866) bei der *Corethra*-Larve gefunden.

enthaltenden Sinneszellen reden. Diese Auffassung veranlaßt BERLESE auch, die entsprechenden Gebilde des JOHNSTON'schen Organs als Stifte zu bezeichnen, als welche sie ihrem Aussehen nach (vgl. BERLESE's fig. 79) schwerlich gelten dürften. Auch gegen die Ansicht BERLESE's läßt sich nichts Tatsächliches einwenden, da, wie gesagt, die Zellgrenzen in der Umgebung des Stiftes noch von niemand deutlich gesehen wurden.

Ich habe mich in meiner Arbeit SCHWABE in den Hauptzügen betreffs der Auffassung der Sinneszelle angeschlossen, da seine Anschauungen aufs beste mit unserer Kenntnis der Hautsinnesorgane bei Insecten harmonieren. Die vorliegenden Erörterungen sollen aber dafür sprechen, daß dies nicht voreilig und nicht ohne Kritik geschehen ist. Wer meine Präparate, resp. die Bilder prüft, wird meinen, daß sie sich vorzüglich einer Auslegung unterordnen lassen, wie sie von SCHWABE für Orthopteren gegeben wurde, deren weit größere und leichter zu behandelnde histologische Elemente auch weitgehendere Schlüsse gestatten. Um so mehr mußte mir daran gelegen sein, ein eigenes Urteil über die Tragfähigkeit des von SCHWABE geschaffenen Fundaments zu gewinnen.

Hier ist noch zu erwähnen, daß die Untersuchungen HAGEMANN's (1909) und WEFELSCHIED's (1911) am Tympanalorgan der Wasserwanzen zu Ergebnissen führten, die von der Norm abweichen. Nach WEFELSCHIED ist in diesen Organen ein Ganglion vorhanden, dessen Zellen jedoch nicht mit den Sinneszellen SCHWABE's zu identifizieren sind; diese letzteren sowohl wie die Hüll- und Kappenzellen waren nicht zu ermitteln. So interessant dieser Befund auch ist, so werden ausgiebigere Forschungen vielleicht noch mancherlei Ergänzung an dem anscheinend schwierigen Material ergeben.

c) Entwicklung des Trommelfelles (bei *Callimorpha*).

Die äußere Puppencuticula, die Theca, ließ sich ohne Verletzung ihres Inhaltes noch an solchen Puppenstadien abpräparieren, wo die Anlage des Organs äußerlich kaum markiert war. Etwas spätere Stadien ließen stets die seitliche Tympanalgrube erkennen, die mit einem Pfropfen gallertartiger, färbbarer Substanz, wohl dem Secret der Häutungsdrüsen, gefüllt zu sein pflegte. Auf Schnitten der frühesten Anlage, die ich erhalten konnte, fand ich zwar die Stelle des Trommelfelles wieder, leider aber nicht den chordotonalen Strang. Letzteren konnte ich erst in viel späteren Stadien finden, wo er sich bereits in toto herauspräparieren ließ. Ein Schnitt durch die

obere Partie einer frühen Anlage des Organs von *Callimorpha* ist in Fig. 36 abgebildet. Die Epidermis (*Epd*) ist deutlich von einer hyalinen Zwischensubstanz abgegrenzt, die sicher Hämolymphe (*Bl*) ist und verstreute Fettzellen und Leucocyten (*Lc*) enthält. In dieser hyalinen Substanz hat sich in Fig. 36 die erste Anlage einer Tracheenblase, der zukünftigen Tympanalblase, gebildet, d. h. sie ist dahin von einem Tracheenzweig aus eingeschoben worden. Sie ist allseitig von Epithel (*TrEp*) umkleidet und kommt unter den flacheren unteren Teil der Epidermis (*Epd*) zu liegen, soweit die unvollständige Abbildung reicht; im oberen Teil besteht die Epidermis aus stark verlängerten Zellen, die der zukünftigen thoracalen Muskulatur entgegenwachsen und deren Plasma sich dann in „Tonofibrillen“ metamorphosiert.¹⁾ Der Lage nach sind die oberen Epidermiszellen wohl zum Metascutum zu zählen. Die flachere Epidermisschicht bildet dagegen zusammen mit der äußeren Epithellage der Tympanalblase das zukünftige Trommelfell (*T*). Beide Epithelien, das tracheale wie das epidermale, sind einstweilen getrennt durch Hämolymphe mit Fettzellen. Dicht unter der Epidermis finden sich auch unregelmäßig verstreute lichtbrechende Körnchen (*lK*).

Ein späteres Stadium des Trommelfelles ist in Fig. 37 wiedergegeben; es ist das ganze, zwischen Stücke des Rahmens gespannte Trommelfell abgebildet. Es läßt sich verfolgen, daß dieselbe feine Epithelschicht (*Epd*), deren Cuticula den Rahmen bildet, auch auf der Oberfläche des Trommelfelles hinzieht; dagegen ist das Trommelfell nach innen von einer anderen feinen Epithelschicht mit gezackter, rauher Oberfläche begrenzt: dem Tracheenepithel (*TrEp*) (*T*) der äußeren Blasenwand, das an der Bildung des Trommelfelles teilnimmt. Da die Blase im unfertigen Zustand nicht mit Luft gefüllt ist, so schmiegt sich der inneren Fläche des Trommelfelles die innere Wand der Tympanalblase an (*TrEp*) (*BlW*), die eine ebensolche gezackte Oberfläche besitzt wie die zum Trommelfell gehörige äußere Blasenwand. Zwischen den Epithelien, die das Trommelfell bilden, ist zwar noch Hämolymphe vorhanden, Leucocyten (*Lc*) finden sich jedoch nur in der Nähe des Rahmens, wo größere Ansammlungen von Hämolymphe vom eigentlichen Trommelfell durch eine Einfaltung (*Flt*) des trachealen Epithels abgeschnürt sind, die dadurch hervorgerufen wird, daß sich die Tracheenblase

1) Vgl. TÖRNE, Untersuchungen über die Insertion der Muskeln am Chitinskelet bei Insecten, in: Schr. naturf. Ges. Dorpat, 1911.

am Rande noch über den Umfang der Trommelfellanlage in den Rahmen hineinschiebt.

Die histologischen Feinheiten dieses Stadiums eröffnen sich uns erst bei viel stärkerer Vergrößerung in Fig. 38, die eine Partie des Trommelfelles etwa aus der Mitte von Fig. 37 wiedergibt. Wir erkennen die Kerne (*EzK* u. *TrzK*) beider das Trommelfell bildenden Epithelien und sehen, wie im besonderen bei den Kernen (*TrzK*) der Tracheenmatrix (*TrEp*) das zugehörige Plasma sich dichter angehäuft hat und Fortsätze, Ausläufer dem epidermalen Epithel (*Epd*) zusendet. In einer Ecke des Bildes, im epidermalen Epithel, findet sich auch eine Ansammlung lichtbrechender Körnchen (*IK*) vor, die, scheint es, in allen Stadien der Trommelfellbildung anzutreffen sind. Dicht an das Trommelfell (*T*) angeschmiegt ist die Innenwand (*BlW*) der Tympanalblase, deren gezackte Innenfläche die Oberflächenstruktur der Cuticula des Tracheenepithels mit ihren feinen Verstärkungsriefen in diesem Stadium besonders zum Ausdruck bringt. Selbstverständlich sind beide Epithelien des Trommelfelles, dasjenige der Körperoberfläche wie auch das Tracheenepithel, mit einer feinen Cuticula bedeckt, die aber so zart ist, daß sie als solche nicht zu erkennen ist.

Ein weiter vorgeschrittenes, drittes Stadium derselben Partie des Trommelfelles bei derselben Vergrößerung (800:1) zeigt Fig. 39. Die gegenüberliegenden Epithelien des Trommelfelles sind um das Doppelte näher aneinander gerückt als im vorhergehenden Bilde, und das Plasma des trachealen Epithels kommt bereits mit demjenigen des epidermalen, durch die Zellbrücken des letzteren, in Berührung. Auch die freie, innere Blasenwand (*BlW*) ist dünner geworden. Dies Stadium erstreckt sich jedoch nicht in gleichmäßiger Weise auf alle Partien des Trommelfelles, welches sich im Zentrum und in der Peripherie etwas verschieden von den übrigen Teilen entwickelt. Andere Stellen desselben Trommelfelles sind in der Schnittserie Fig. 35, Puppe, bei stärkerer Vergrößerung (800:1) wiedergegeben.¹⁾ Schnitt *I*, durch die Insertion des Stranges ge-

1) Ich erinnere hierbei daran, daß in der Puppe die Tympanalblasenwände aneinanderliegen und auch der chordotonale Strang dem Trommelfell dicht anliegt, so daß dieser wie jenes gleichzeitig quergeschnitten sind. Anders beim fertigen Trommelfell in der Serie Fig. 34, Imago. Dort ist der chordotonale Strang quergeschnitten und das in einem Winkel zu ihm befindliche Trommelfell etwas schräg getroffen. Doch ist der Winkel bei *Callimorpha* klein, und wir können das Trommelfell als „annähernd quergeschnitten“ betrachten.

führt, läßt eine besonders dichte Anhäufung von Zellen im Trommelfell (*T*) erkennen, so daß Hämolymphe nur lückenweise verblieben ist. Auch viel lichtbrechende Körnchen (*l.K*) haben sich an dieser Stelle angesammelt, die, was der Erinnerung wert ist, dem undurchsichtigen weißen Fleck in der Mitte des fertigen Trommelfelles entspricht, von dem im anatomischen Teil die Rede war. Der Schnitt 39 dagegen, 117 μ über dem vorigen, repräsentiert infolge einer neben der spärlichen Zahl von Zellen auffallenden Breite des Trommelfelles (*T*) und überwiegender Ansammlung von Hämolymphe ein Stadium, das demjenigen in Fig. 38 sehr nahe steht.

Interessant ist es, auf den Schnitten der Serie Fig. 35, Puppe, die Übereinstimmung im embryonalen Zustande desjenigen trachealen Epithels, das den chordotonalen Strang umhüllt, mit demjenigen zu vergleichen, das die innere Wand des Trommelfelles bildet. Wir beobachten die gleichgeformten Kerne, die gleiche Verdichtung des Plasmas an der gezackten Oberfläche. Infolgedessen daß der Strang zunächst dem Trommelfell anliegt, ist seine Hülle vom Tracheenepithel des letzteren abzuleiten und hat sich durch Abschnürung von diesem gelöst. Manchmal fand ich in Schnitten, auch des ausgebildeten Stranges, in der Nähe seiner Insertion, eine durch Tracheenepithel gebildete Verbindung von Strang und Trommelfell, ähnlich wie die Duplikatur der Tympanalblasenwand der Acridier, die SCHWABE auf seinen figg. 6, 8 u. 13a als Verbindung zwischen Endorgan resp. dessen spindelförmigem Fortsatz und dem Trommelfell abbildet. Bei anderen Arten, wo der Strang steiler zum Trommelfell gestellt ist, konnte ich derartiges nicht beobachten.

Es ermangelt noch der Beschreibung des ausgebildeten Trommelfelles von *Callimorpha*, das mit dem Strang gemeinsam geschnitten wurde und in der Schnittserie Fig. 34, Schnitt 1, 13 u. 35 abgebildet ist. Ferner ist noch in Fig. 40 ein Übersichtsbild gegeben, das in verkleinertem Maßstabe den gesamten Imaginalschnitt 35 darstellt. Auf diesem letzteren Bilde erscheint das fertige Trommelfell (*T*) bereits als dünne, zwischen den Chitinverdickungen des Rahmens ausgespannte Membran. Seine Zusammensetzung aus zwei Epithelien läßt sich hier nur an den Partien in der Nähe des Rahmens erkennen; denn wir sehen da, wie das tracheale Epithel (*TrEp*) des Trommelfelles sich von dem epidermalen gabelförmig abgelöst hat. Hier sind auch noch zwischen beiden Epithelien die letzten Reste von Hämolymphe (*Bl*) nebst Leucocyten (*Lc*) erhalten geblieben. In den stark vergrößerten Bildern der Serie Fig. 34 ist

im Trommelfell (*T*) nur homogenes Plasma mit platten Kernen und lichtbrechenden Körnchen zu sehen, beiderseitig mit feiner Cuticula (*Cu*) überzogen. Zellgrenzen sind nicht vorhanden, und zumeist nur aus der Lage der Kerne, ob sie der inneren oder der äußeren Oberfläche des Trommelfelles näher liegen, läßt sich wahrscheinlich machen, welchem Epithel sie angehören. Bei der Betrachtung eines Trommelfelles von der Oberfläche ist jedoch, wie z. B. in Fig. 25 (*T*) von *Phalera*, eine Trennung der Kerne überhaupt nicht auszuführen: sie gleichen sich in beiden Epithelien zu sehr.

Wie sich's bereits im Puppenstadium beobachten ließ, so ist auch im ausgewachsenen Zustand das Trommelfell in der Nähe der Insertion des Stranges (Imaginalschnitt 1 u. 13) reicher an Kernen und an lichtbrechenden Körnchen als in dessen Entfernung (Schnitt 35), wo es auch sehr viel dünner geworden ist. Diese Strukturverschiedenheiten bedingen die Erscheinung des undurchsichtigen weißen Flecks im Trommelfell, der bei Lupenbetrachtung den Insertionspunkt des Chordotonalstranges markiert.

Bei *Callimorpha* dürfte im imaginalen Zustand noch eine fortschreitende Degeneration der Epithelien des Trommelfelles stattfinden, denn selten finden wir ein Trommelfell auf einer so ursprünglichen Stufe wie im Imaginalschnitt 35 eines eben ausgeschlüpften Tieres. Zumeist pflegen die Zellen des fertigen Trommelfelles in hohem Grade degeneriert zu sein, und wir können ein solches Trommelfell als aus zwei Cuticularmembranen bestehend auffassen, zwischen denen nur die Reste der Bildungsepithelien erhalten sind. Wenn die beiden aneinanderliegenden Epithellagen derart hochgradig degenerieren, so bilden sie zuletzt nur noch eine mit spärlichen Kernresten durchsetzte, äußerst feine Kittsubstanz für die beiden Cuticulae. Daher auch die Durchsichtigkeit des echten Trommelfelles. Ein typischer Querschnitt des Trommelfelles eines bereits geflogenen Exemplars von *Diloba* ist in Fig. 41 abgebildet. Hier ist tatsächlich nur eine einheitliche, äußerst feine Cuticularmembran (*Cu*) zu sehen, so fein, daß ihre eigentliche Zusammensetzung aus zwei miteinander verklebten Membranen nicht zu erkennen ist. Stellenweise befinden sich im Trommelfell leichte Verdickungen (drei auf unserem Bilde). Sie erweisen sich bei Anwendung stärkerer Vergrößerung als platte Kerne resp. Kernreste, zwischen beiden Cuticularmembranen gelegen. Richtige Zellen, geschweige denn Epithelien, sind nicht vorhanden; nur das Epithel des Trommelfellrahmens ist als eine zarte Zellenlage sichtbar (*Epd*).

Im Gegentrommelfell dagegen, das undurchsichtig ist, legen sich die beiden Epithelien nur lose aneinander, so daß sie sich ohne Verletzung voneinander abheben lassen. Doch auch das Gegentrommelfell wird bei einzelnen, in dieser Beziehung vorgeschrittenen Arten, zu der dünnen, zarten, glashell durchsichtigen und in bunten Farben schillernden Membran, die dem echten Trommelfell das ihm eigentümliche Gepräge gibt.

F. Funktion.

Die Hörfähigkeit mancher Insecten ist durch zahlreiche Beobachtungen festgestellt; daß jedoch tympanale Apparate das Hören vermitteln, konnte bis vor kurzem nicht als experimentell gesichertes Forschungsergebnis gelten. Die meisten angestellten Experimente litten mehr oder minder an Unvollständigkeiten und Lücken, die anderen Deutungen Raum gaben. Erst durch REGEN sind in dieser Hinsicht Versuche angestellt worden, die meines Erachtens überzeugen müssen. An mehreren, in verschiedener Weise variierten Versuchen bei *Liogryllus campestris*¹⁾ konstatierte REGEN (1912), daß die Zirplante der Männchen nur solche Weibchen heranzulockten, die im Besitze des tympanalen Organs waren. Weibchen, denen die Vorderbeine mitsamt dem Organ amputiert oder denen die Organe im larvalen Zustande mittelst eines glühenden Platindrahtes zerstört waren, verhielten sich zu den Lockrufen der Männchen indifferent, obgleich das Vorhandensein des Geschlechtstriebes zu erweisen war. Auch daß wirklich die Zirplante, nicht der Gesichtssinn, nicht der Geruchssinn, das Weibchen orientieren, konnte an den sorgfältig angeordneten Experimenten bewiesen werden. Der Nachweis der Gehörfunktion des Gryllidenorgans hat aber gewiß einige Bedeutung für die Beurteilung der Funktion tympanaler Apparate überhaupt, zu denen wir noch die Organe der Acridier, der Locustiden, einzelner Lepidopteren und Rhynchoten zu rechnen haben.

Im besonderen bei Lepidopteren sind vielfach Versuche zur Ermittlung des Gehörs vorgenommen worden, die aber allesamt nicht die Exaktheit der REGEN'schen Versuche beanspruchen dürfen. STOBBE konstatierte, daß viele Lepidopteren und besonders Noctuiden

1) Die frühere Arbeit (1908) REGEN's über das Gehör von *Thamnophilus* war mir leider nicht zugänglich.

auf hohe Quietschtöne reagieren, in welcher Weise, darüber ist nichts mitgeteilt. PETER vertritt neuerdings die Beobachtung, daß bei einer bestimmten Art, der Lithosiide *Endrosa aurita* v. *ramosa*, das Weibchen die vom Männchen hervorgebrachten Geräusche, ein gewisses Knacken, hört. Tatsächlich fand ich im Genus *Endrosa* ein für Lithosiiden besonders groß ausgebildetes, beim Männchen und Weibchen verschieden gestaltetes Tympanalorgan vor (vgl. Fig. 16). Auch von dem Vorhandensein der von GUENÉE (1861) erwähnten „grossen unter dem Ansatz des letzten Fusspaares befindlichen Schallblase“ (PETER) habe ich mich überzeugen können. Die Schallblase des Männchens von *Endrosa aurita* und *irrovella*, die ich untersuchte, wird durch das vorgewölbte, blasig aufgetriebene metathoracale Episternum gebildet (Fig. 16 Bl).

Außer PETER vermutet auch PETERSEN, daß dem Gehör der Lepidopteren eine Rolle im Geschlechtsleben zukomme. PETERSEN (1904, p. 31) waren bei tropischen Nymphaliden Geräusche aufgefallen, wenn die Geschlechter sich haschten; nach persönlicher Mitteilung handelte es sich um *Ageronia feronia*, derselben Art, bei der auch DARWIN u. a. Autoren Tonerzeugung feststellten. Zudem waren (ebenfalls 1904) PETERSEN die später von v. KENNEL (1912) als Tympanalorgane nachgewiesenen Gebilde aufgefallen¹⁾, die PETERSEN bereits mit Sicherheit als Gehörorgane ansah, und zufälligerweise auch der Apparat von *Urania*, außer *Orgyia* und *Endrosa* dem einzigen bekannten Genus, wo ein sexueller Dimorphismus des Ohres besteht.

Nach zahlreichen Experimenten, speziell bei Spinnern, dürfte es als erwiesen gelten, daß der Auffindung des anderen Geschlechts vor allem die Geruchswahrnehmung dienlich ist. Ob auch dem Ohr hierbei eine Bedeutung zuzumessen ist, muß zunächst dahingestellt bleiben. Die mannigfachen Beobachtungen von Lautäußerung bei Lepidopteren sprechen dafür, wenn sie auch zum Teil mit Reserve aufzunehmen sind. Bemerkenswerterweise sind es in der Mehrzahl der Fälle die Männchen, bei denen Geräusche wahrgenommen werden: so bei *Thecophora fovea* (ROGENHOFER), *Dionychopus niveus* (DÖNITZ), *Agrocera tripartita* (HAMPSON), *Hecatesia falcata* (HAMPSON?), *Ocneria*

1) Da PETERSEN seine Beobachtungen, auf die er wiederholt hinwies, ausschließlich bei Gattungen gemacht hat, wo das abdominale Organ vorkommt, das von v. KENNEL bearbeitet wird, so bin ich in der Literaturbesprechung nicht ausführlicher darauf eingegangen.

monacha (TESSMANN), *Hepialus heeta* (VOELSCHOW), Zygaeniden (EDWARD'S) und die bereits erwähnte *Endrosa aurita* (PETER u. A.). Nur bei der südamerikanischen Sphingide *Amphonyx* hat JAPHA die gegenteilige Beobachtung gemacht und ein deutliches Geräusch nur beim Weibchen wahrgenommen. Bei *Amphonyx* wird der Laut auch nicht durch die Bewegung der Flügel hervorgerufen, wie das für die Mehrzahl der beobachteten Fälle gilt. Einzelne Lepidopteren besitzen an den Flügeln auch besondere Einrichtungen, die als Schallapparate in Betracht kommen. Die blasige Grube am Hinterflügel von *Thecophora* wird übrigens von SPULER (Schmetterlinge Europas, p. 205) mit Sicherheit als „Duftapparat“ bezeichnet. Dagegen ist neuerdings von KRÜGER (1913) am Abdomen von *Lymantria* (*Ocneria*) *monacha* ♂ ein ganz zweifelloser Schallapparat als Stridulationsorgan beschrieben worden. Die Töne, die KRÜGER auch wahrgenommen hat, sollen durch das Reiben eines beweglichen sternalen Teiles an einer pleuralen Reibplatte des 2. abdominalen Segments zustande kommen. Bemerkenswert ist schließlich eine von v. KENNEL (1908) ausgesprochene Vermutung, daß die langen Haarschuppen an den männlichen Hinterschienen der Tortriciden und auch bei anderen Schmetterlingen (Hepialiden, *Catocala* etc. — „Duftschuppen“) an verschiedenen Körperstellen in besonderen Bälgen derart eingelenkt sind, daß ihre Bewegung vielleicht ein feines Geräusch hervorbringen könnte, das nur für die betreffende Species wahrnehmbar ist. — Zur genaueren Kenntnissnahme der älteren Angaben (bis 1905) über Lautäußerungen und Schallapparate bei Lepidopteren verweise ich auf die Arbeit von JAPHA (in: Schr. phys.-ökon. Ges. Königsberg 1905).

Aus den zitierten Angaben geht jedenfalls hervor, daß Lautäußerungen auch bei solchen Lepidopteren beobachtet wurden, wo tympanale Sinnesapparate nicht gefunden sind, wie bei den Nymphaliden und Sphingiden. Es wäre möglich, daß in diesen Fällen die von VOGEL beschriebenen chordotonalen Organe an der Flügelbasis zur Wahrnehmung dieser Geräusche dienen, zumal bei einigen Arten, wie den Satyriden, am Flügel wirklich eine trommelfellähnliche Membran ausgebildet ist. Andererseits ist zu bedenken, daß die Organe der Flügelbasis, da sie, in ganz verschiedenen Familien gefunden, wahrscheinlich den meisten, vielleicht allen Lepidopteren eigen sind und auch solchen nicht fehlen, die tympanale Organe im eigentlichen Sinne besitzen. In Anbetracht unseres geringen Vertrautseins mit der Physiologie der Insectensinne wäre aber ein

solcher Einwand nicht beweiskräftig. Bei Lepidopteren und anderen Insecten ist die analoge Erscheinung mehrerer Formen von Augen sehr verbreitet, ohne daß wir uns über deren spezifische Bedeutung im klaren sind. Ebenso wie von Nebenaugen könnte im gegebenen Falle bei Lepidopteren von Nebenohren die Rede sein, womit nur ausgedrückt ist, wie sehr wir noch von einem befriedigenden Verständnis der Sinneswahrnehmungen der Insecten entfernt sind. Die chordotonalen Organe, sofern sie nicht zu tympanalen vervollkommenet sind, gehören noch zu den rätselhaftesten. Ihr gleichzeitiges Vorkommen in den Fühlern ¹⁾, dem Rumpf, den Beinen mancher Insecten, läßt ihre Funktion doch noch in recht ungewissem Lichte erscheinen.

Zur Bewertung der Funktion des thoracalen Tympanalorgans ist noch zu bemerken, daß es den Vorzug eines besonderen Gegentrommelfells besitzt. Worauf bereits in der vorläufigen Mitteilung hingewiesen ist, stelle ich mir die Wirkungsweise des Gegentrommelfells ähnlich einem schallverstärkenden Resonanzboden vor, auf demselben Prinzip gegründet, nach welchem eine richtige Trommel mit 2 Membranen ausgerüstet wird, die der Schwingung fähig sind. Die Schwingungen der einen Membran werden durch die Luft in der Tympanalblase auf die andere Membran übertragen, gegebenenfalls könnten also auch Schallwellen, die allein das Gegentrommelfell treffen (wenn wir z. B. die echten Tympanalgruben künstlich verkleben), das echte Trommelfell oder allein die Luft der Tympanalblase in Mitschwingung versetzen und vom Tiere als Geräusch vernommen werden. Besondere Beachtung verdienen die zu den Gegentrommelfellen gehörigen Gegen-Tympanalgruben, indem sie in fortschreitender Entwicklung die Neigung zeigen, einen von der Körperoberfläche ziemlich abgeschlossenen, möglichst großen Hohlraum vor dem Gegentrommelfell zu bilden, der meines Erachtens funktionell dem Gehörgang der Vertebraten entspricht. In diesen Räumen muß die Luft verhältnismäßig beständig sein, stagnieren, auch wenn die Tiere vom Winde beunruhigt werden oder durch den Flug einen starken Luftstrom künstlich erzeugen. Gleich wie wir schlecht hören, wenn wir gegen den Wind stehen und sich die bewegte Luft in der Ohrmuschel und dem Gehörgang fängt, so dürfte vielleicht auch erst eine Ablenkung des Luftstromes bei den Lepidopteren die Schallwellen ohne Nebengeräusche zum Trommelfelle gelangen lassen,

1) Neuerdings sind von JANET auch chordotonale Organe in den Fühlern der Bienen, früher schon bei Ameisen gefunden worden.

was nicht der Fall wäre, wenn der Luftstrom direkt am Trommelfell vorbeistriche, oder dieses träfe. In der Tympanalgrube, wo das echte Trommelfell sich befindet, mögen die Verhältnisse ähnlich liegen: hier bedingen die Faltenbildungen, die sich über die Grube wölben, die Ligamentfalte und der Tympanaldeckel eine Ablenkung des Luftstromes. In einzelnen Fällen jedoch, z. B. *Orgyia*-♂ (Fig. 15), wo der Tympanaldeckel eine mächtige Größe und löffelförmige Gestalt besitzt, ähnlich wie wenn man die hohle Hand vor den Ohreingang hält, will es mir scheinen, daß speziell dieses Gebilde vorzugsweise als Schallfänger funktioniert und mit der Ohrmuschel der Vertebraten zu analogisieren wäre. Es darf ferner nicht übersehen werden, daß das tympanale Organ des Thorax nur 2 Sinneszellen hat, mit GRABER'schem Ausdruck „discolop“ ist. Seine eventuell bedeutendere Empfindlichkeit oder ausschließliche Wirksamkeit im Verhältnis zu den „polyscolopen“ Systemen der Organe an der Flügelbasis muß also durch sekundäre Acquisitionen, durch große Trommelfelle in vertieften Tympanalgruben, durch Schallfänger und durch vergrößerte Tympanalblasen bedingt sein.

G. Material zu vorstehenden Untersuchungen.

Um ein größeres Material vergleichsweise zu studieren, hatte ich, nachdem mir die hauptsächlichen vorkommenden Verschiedenheiten bereits bekannt waren, mir ein Schema zurecht gemacht, eine Zusammenstellung von Fragen, die ich bei jedem einzelnen Objekt zu beantworten suchte. In dieser Weise suchte ich der Mißlichkeit zu entgehen, inmitten der komplizierten Bestandteile des Organs dieses oder jenes Merkmal zu übersehen, und konnte gleichzeitig die Merkmale systematisch so ordnen, wie sie mir während der Präparation des Objekts, eines nach dem anderen, ersichtlich wurden. Ich halte es nicht für müßig, dieses Schema hier wiederzugeben, denn es dürfte in kurzen Zügen nochmals in Erinnerung bringen, welcherlei Variationen im anatomischen Gefüge des Organs überhaupt vorzukommen pflegen. Die Fragen, die ich mir zur Richtschnur nahm, sind folgende:

1. Ist ein Tympanaldeckel vorhanden, ist er als Stigmendeckel oder als prästigmatischer Wulst ausgebildet, und wie ist er geformt?
2. Hat die Epaulette eine gezackte, eine nur rauhe oder eine ebene Fläche; ist sie gerade oder gebogen?
3. Wie ist das echte Trommelfell geformt und gelegen? (Hierbei kommen zumeist nur die Abweichungen in Betracht.)

4. Ist das Gegentrommelfell kleiner oder größer als das echte Trommelfell¹⁾, und wie ist es geformt? Ist es undurchsichtig oder glashell durchsichtig wie das echte Trommelfell?

5. Sind die Wandungen beider Gegen-Tympanalgruben voneinander getrennt, berühren sie einander median, oder sind sie mit gemeinsamer medianer Scheidewand zusammengewachsen?

6. Weist das Organ irgendwelche besondere Eigentümlichkeit auf, einen Bügel, eine das Trommelfell deckende Lamelle (vgl. S. 297), akzessorische Tympanalkammern oder sonst dergleichen mehr?

Diese Untersuchungen sind zumeist an getrocknetem Material vorgenommen, deshalb konnte die Histologie selbstverständlich nicht berücksichtigt werden. Wo eine Art auch histologisch untersucht worden ist, habe ich das durch ein (hist.) angedeutet. Ferner ist auch auf die Figuren hingewiesen und bei exotischen Arten stets das Vaterland angegeben.

I. Notodontidae.

1. *Phalera bucephala* L. ♂, ♀ (hist.).

(Fig. 2, 25 u. 26.)

Tympanaldeckel und Epaulette nicht ausgebildet. Das 1. abdominale Stigma liegt etwas vertieft im 1. abdominalen Pleuron. Die Conjunctiva geht ohne Abgrenzung in das Trommelfell über. Das Trommelfell ist klein. Im Gegensatz zur Mehrzahl anderer Arten ist es in den seitlichen Tympanalgruben dorsal hinaufgerückt und daher nicht transversal, sondern schräg gestellt, mit einer Neigung nach vorn. Das Gegentrommelfell etwa 5mal so groß, birnförmig, undurchsichtig. Gegen-Tympanalgruben schwach entwickelt, ihre Wände median getrennt. Bügel nicht vorhanden, Lamelle etwas deckend.

2. *Dicranura vinula* L. ♀.

Das 1. abdominale Stigma in einer von festem Chitin umsäumten Vertiefung des 1. abdominalen Pleurons liegend. Das Trommelfell hat sich noch mehr nach innen und hinauf gedreht als bei *Phalera*. Das Gegentrommelfell von unregelmäßiger Gestalt. Die übrigen Merkmale wie bei *Phalera* (1).

1) Die im folgenden Abschnitt erwähnten Zahlenangaben drücken das Verhältnis der Fläche des Gegentrommelfelles zu der des echten Trommelfelles aus.

3. *Nyctalea ebolea* Cr. ♂.

Panama.

Das 1. abdominale Stigma liegt ähnlich wie bei *Dicramura* (2) in einer Grube des 1. abdominalen Pleurons. Sonderbar ist die Lage des Trommelfelles: es befindet sich vollständig auf der Dorsalseite der seitlichen Tympanalgruben. Offenbar repräsentiert es das Endziel der schon bei *Phalera* (1) begonnenen Wendung nach innen. Die Verbindungsstelle des Trommelfelles mit der Conjunctiva ist auf der Oberfläche geblieben, der übrige Teil des Trommelfelles ist in die Tiefe und dorsal hinaufgerückt, so weit, daß es auf die Dorsalseite der seitlichen Tympanalgruben zu liegen kommt. Das Gentrommelfell fast quadratisch; im übrigen stimmt die Art mit *Phalera* überein.

4. *Crino beschkei* Hb. ♂, ♀.

Honduras.

Stimmt in hohem Grade mit *Phalera* (1) überein.

II. *Thaumetopoeidae*.5. *Thaumetopoea processionea* L. ♀.

Das Organ gehört fraglos zum Notodontidentypus. Kein Tympanaldeckel und keine Epaulette, das 1. abdominale Stigma freiliegend. Das Trommelfell klein, liegt ebenso sehr in die Tiefe gesenkt wie bei *Nyctalea* (3).

Gentrommelfell dreieckig, undurchsichtig, etwa 5 mal so groß als das echte Trommelfell. Gegen-Tympanalgruben etwas stärker entwickelt und näher aneinandergerückt als bei den untersuchten Notodontiden.

III. *Lymantriidae*.6. *Dasychira fascelina* L. (hist.).

(Fig. 33.)

(Von dieser Art besaß ich nur Material von Puppen.)

7. *Lymantria monacha* L. ♂, ♀. (hist.).

Das 1. abdominale Stigma liegt ein wenig vertieft im 1. abdominalen Pleuron. In der Art, wie sich letzteres wulstartig

schützend vor das Trommelfell legt, ist man wohl berechtigt, hier von einem prästigmatischen Tympanaldeckel zu reden. Epaulette schwach angedeutet. Trommelfell klein, normal gelegen, Gegentrommelfell doppelt so groß, undurchsichtig. Die Wände der Gegen-Tympanalgruben einander median fast berührend. Lamelle nicht deckend.

8. *Stilpnotia salicis* L. ♂, ♀.

Gut und deutlich ausgebildeter prästigmatischer Tympanaldeckel; die übrigen Merkmale wie bei der vorhergehenden *Lymantria monacha* (7). Bei *Stilpnotia* sowohl wie bei *Lymantria* ist durch KRÜGER ein Schallapparat am 2. abdominalen Segment gefunden worden.

9. *Orgyia antiqua* L. ♂, ♀ (hist.).

(Fig. 15.)

Bei dieser Art sind männliche und weibliche Organe total verschieden. Das ♂ ist durch das Vorhandensein eines mächtigen, löffelförmigen, fest chitinisierten Tympanaldeckels ausgezeichnet, der mehr über als vor dem 1. abdominalen Stigma gelegen ist. Ähnlich gestaltet ist der Tympanaldeckel bei der Arctiide *Callimorpha* (69) und der exotischen Syntomide *Isanthrene* (60). Er macht hier, wie bei keiner anderen Art, den Eindruck eines Schallfängers. Epaulette länglich leistenförmig, etwas nach außen gebogen. Trommelfell normal; der chordotonale Strang bot bei der histologischen Untersuchung nichts Auffälliges. Gegentrommelfell etwas kleiner als das echte Trommelfell, von grober Struktur, undurchsichtig. Wände der Gegen-Tympanalgruben einander berührend. Lamelle nicht deckend.

Beim ♀ zweifle ich an dem Vorhandensein des Organs überhaupt. Sollte es vorhanden sein, so ist es doch im höchsten Grade reduziert. An einer kleinen weichhäutigen Partie an der Stelle, wo sonst das Trommelfell zu liegen pflegt, suchte ich vergeblich nach einem Chordotonalstrang. Eine äußerst feine Falte vor dem 1. abdominalen Stigma entspricht dem Tympanaldeckel, dagegen fehlen vollständig die Gegen-Tympanalgruben mit Gegentrommelfellen und sonstige Charakteristika des Organs.

IVa. Paläarktische Noctuiden.

10. *Demas coryli* L. ♂.

Stigmendeckel normal.¹⁾ Epaulette schwach angelegt. Trommelfell klein. Das annähernd kreisförmige Gegentrommelfell um sehr viel größer (etwa 7mal so groß), schwach durchsichtig. Gegen-Tympanalgruben mit ihren Wänden einander median berührend. Lamelle nicht deckend. Das Organ hat eine große Übereinstimmung mit dem von *Diloba* (17), das in Fig. 9 abgebildet ist.

11. *Agrotis pronuba* L. ♀.

Stigmendeckel nach unten zu spitz auslaufend, von eigentümlich sichelförmiger Gestalt. Epaulette kräftig gezackt, mit etwa 4 bis 5 Zacken. Trommelfell normal. Gegentrommelfell doppelt so groß, oval, undurchsichtig, nur in der Mitte mit einem durchsichtigen Fleck, der dieselbe Struktur hat wie das echte Trommelfell. Gegen-Tympanalgruben mit ihren Wänden in der Medianebene zusammengewachsen. Lamelle deckend.

12. *Agrotis nigricans* L. ♀.

Stigmendeckel etwas größer als normal. Gegentrommelfell größer im Verhältnis als bei *pronuba* (11) und bis auf einen schmalen weißen Saum an der Peripherie vollkommen glashell, durchsichtig, irisierend. Wände der Gegen-Tympanalgruben in bedeutenderem Umfange zusammengewachsen als bei *pronuba*; im übrigen stimmt das Organ mit dieser überein.

13. *Agrotis obscura* BRAHM. ♂.

In der Ausbildung des Organs zwischen *pronuba* (11) und *nigricans* (12) befindlich.

14. *Charaeas graminis* L. ♂, ♀.

Ähnlich der vorhergenannten Art *obscura* (13).

1) Unter normal verstehe ich die bei den Noctuiden überwiegende Form des Stigmendeckels, die kleiner und nicht so sehr nach vorn gebogen ist wie bei *Catocala* (Fig. 1 *SLD*).

15. *Mamestra brassicae* L. ♂ (hist.).

(Fig. 18.)

Ebenso wie *nigricans* (12).

16. *Bryophila perla* F. ♀.

Ähnlich den vorhergenannten Arten: Stigmendeckel normal, Epaulette gezackt, Gegentrommelfell oval, 3mal so groß wie das echte Trommelfell, schwach durchsichtig (?). Gegen-Tympanalgruben groß, durch eine mediane Scheidewand getrennt. Lamelle deckend. Bügel nicht vorhanden.

17. *Ditoba caeruleocephala* L. ♂, ♀ (hist.).

(Fig. 9, 18 u. 41.)

Stimmt mit *Demas* (einer Acronyctine!) (10) überein.

18. *Thecophora fovea* Tr. ♂.

Stigmendeckel normal; Epaulette gezackt, stark nach innen gebogen. Gegentrommelfell oval, etwa 3mal so groß wie das echte Trommelfell. Gegen-Tympanalgruben groß, durch eine große, zarte mediane Scheidewand getrennt. Lamelle in hohem Grade deckend.

Bei diesem Falter besitzen die Hinterflügel des ♂ nah dem Vorderrande eine Grube, die entweder als Schall- oder als Duftapparat angesehen wird. Außerdem besitzen die ♂♂ jedenfalls noch typische „Duftpinsel“ am Abdomen, dicht unter dem Stigmendeckel beginnend.

19. *Hydroecia nictitans* БКН. ♂, ♀ (hist.).

(fig. 2 d. vorl. Mitt. 1911.)

Am meisten *Agr. nicricans* (12) ähnelnd.

20. *Amphipyra tragopogonis* L. ♂.

Stigmendeckel normal, sonst wie *Agr. obscura* (13).

21. *Panolis griseovariegata* GÖEZE. ♀ (hist.).

(Fig. 32.)

Stigmendeckel normal. Gegentrommelfell doppelt so groß wie das echte Trommelfell und schwach durchsichtig. Die trennende

mediane Scheidewand der Gegen-Tympanalgruben klein. Das Organ erinnert sonst an *Agr. obscura* (13).

Bis hierher weisen alle beschriebenen Noctuiden, mit Ausnahme der Acronyctine *Demas* und der im STAUDINGER'schen System sicher nicht an den rechten Platz gestellten *Diloba*, einen recht einheitlichen Typus auf, und die vorkommenden Verschiedenheiten sind unbedeutend. Die Hauptmerkmale des Organs dieser Gruppe sind die großen, durch eine mediane Scheidewand getrennten Gegen-Tympanalgruben, die gezackte Epaulette und deckende Lamelle.

22. *Cucullia umbratica* L. ♂.

Stigmenteckel normal. Epaulette eben. Durch das Trommelfell sieht man einen Bügel hindurchschimmern. Das Gegentrommelfell doppelt so groß, ganz undurchsichtig. Gegen-Tympanalgruben median mit ihren Wänden nur wenig aneinandergewachsen, viel kleiner als bei *Agrotis*. Lamelle ein wenig deckend.

23. *Heliothis peltigera* SCHIFF. ♀.

Stigmenteckel normal. Epaulette kräftig, gezackt. Gegentrommelfell oval, etwa 5mal so groß wie das echte Trommelfell und wie dieses glashell durchsichtig und irisierend. Die Wände der Gegen-Tympanalgruben median zusammengewachsen; die Gruben sind so groß, daß sie fast an das Sternum hinabreichen. Der Bügel ebenso ausgebildet wie bei *Catocala*. Lamelle deckend. In bezug auf die stark gezackte Epaulette und die mächtigen Gegen-Tympanalgruben sehr an das hochdifferenzierte Organ der Agaristiden erinnernd.

24. *Acontia lucida* HUFN. ♂.

Stigmenteckel größer als bei *Heliothis* (23). Im übrigen erinnert das Organ sehr an die vorige Art *Heliothis*, nur daß die Gegen-Tympanalgruben und der Bügel kleiner sind.

25. *Erastria argentula* HB. ♂.

Stigmenteckel klein, eine viel mehr vorspringende Hautfalte wird durch das 1. abdominale Tergum gebildet, das beiderseits dachförmig über die Rinne zwischen Tergum und Pleuron hervorragt. Epaulette nur schwach angedeutet. Trommelfell klein, trüb durchsichtig. Gegentrommelfell etwa 7mal so groß, ebenfalls durchsichtig.

Wände der Gegen-Tympanalgruben median zusammengewachsen. Bügel nicht vorhanden. Lamelle nicht deckend.

26. *Emmelia trabealis* Sc. ♀.

Stigmendeckel nicht vorhanden. Epaulette eine schmale, längliche Leiste. Trommelfell und Gegentrommelfell annähernd von gleicher Größe, letzteres trüb durchsichtig. Die kleinen Gegen-Tympanalgruben mit gemeinsamer medianer Scheidewand. Lamelle nicht deckend. Auffallenderweise besitzt dieses Organ sowohl epimerale als auch zentrale akzessorische Tympanalkammern, wenn auch nicht in der Ausbildung wie bei *Plusia gamma* (28).

27. *Scoliopteryx libatrix* L.

Stigmendeckel normal. Das 1. abdominale Pleuron ist wie ein Paukenkessel aufgeblasen, und seine Gelenkhaut mit Pleuron II ist trommelfellartig gespannt. Auf den ersten Blick möchte man meinen, das abdominale Cymatophoriden-Organ vor sich zu haben. Doch ist das thoracale Organ richtig ausgebildet und erinnert am meisten an das von *Emmelia* (26). Epaulette eine lange schmale Leiste. Gegentrommelfell kleiner als das echte Trommelfell und undurchsichtig. Die Wände der Gegen-Tympanalgruben median einander berührend. Lamelle nicht deckend. Epimerale akzessorische Tympanalkammern sind, scheint es, vorhanden.

28. *Plusia gamma* L. ♂, ♀ (hist.).

(Fig. 10.)

Hervorragend großer spatelförmiger Stigmendeckel. Epaulette eine längliche, in der Form eines Bumerang nach außen gekrümmte Leiste, trennt die zu einem akzessorischen Trommelfell umgebildete Conjunctiva vom eigentlichen Trommelfell ab. Das Gegentrommelfell ist etwa doppelt so groß wie das echte Trommelfell, und in seinem medianen Teil glashell durchsichtig und irisierend. Die Gegen-Tympanalgruben groß, bohnenförmig, mit großer gemeinsamer medianer Scheidewand. Sie sind stark nach vorn verlagert, so daß sie zum Teil unter das Metascutellum zu liegen kommen und das Gegentrommelfell gegen das echte Trommelfell stärker geneigt ist. Der sehr große Bügel berührt die Innenwand der Tympanalblase. Lamelle nur wenig deckend. Epimerale und zentrale akzessorische Paukenkammern gut ausgebildet.

29. *Plusia chrysitis* L. (hist.).

(Fig. 21.)

Stimmt in hohem Grade mit *Pl. gamma* (28) überein.

30. *Plusia moneta* F. ♂.

Stigmendeckel größer als normal, aber bei weitem nicht die Größe von *gamma* (28) erreichend. Epaulette nicht so stark gekrümmt wie bei *gamma*. Gegentrommelfell etwas größer als das echte Trommelfell, undurchsichtig, kreisförmig. Wände der Gegen-Tympanalgruben einander median berührend, kugelförmig, kleiner als bei *gamma*. Die beiden Hauptformen der akzessorischen Tympanalkammern vorhanden, aber nicht in der Ausbildung von *gamma*. Kein Bügel, Lamelle nicht deckend. Das Organ ist um ein gutes Stück einfacher als dasjenige von *gamma* und mehreren anderen Noctuiden.

31. *Catocala fraxini* L. ♂, ♀ (hist.).

(Fig. 1, 5, 6, 8, 11, 12.)

Stigmendeckel groß. Epaulette eben. Gegentrommelfell etwa $1\frac{1}{2}$ mal so groß wie das echte Trommelfell, undurchsichtig. Wände der Gegen-Tympanalgruben getrennt, eine Erscheinung, die unter Noctuiden sonst nur noch bei nahen Verwandten von *Catocala* auftritt. Lamelle nur wenig deckend. Bügel vorhanden.

IVb. Exotische Noctuiden.

32. *Dyops confligens* Wlk. ♀.

Panama.

Stigmendeckel groß, kräftig. Epaulette eben. Gegentrommelfell kleiner als das echte Trommelfell, undurchsichtig. Wände der Gegen-Tympanalgruben getrennt, obgleich medianwärts in die Länge gestreckt. Bügel vorhanden. Lamelle deckend.

33. *Thyria ditissima* Wlk. ♀.

Süd-Brasilien.

Stigmendeckel normal. Epaulette gezackt. Gegentrommelfell größer als das echte Trommelfell, undurchsichtig. Die Wände der

großen Gegen-Tympanalgruben median zusammengewachsen, aber nicht in dem Maße wie bei *Plusia gamma* (28). Lamelle deckend.

34. *Gonodonta rinaldus* GNÉE. ♂.

Süd-Brasilien.

Stigmendeckel normal. Epaulette länglich leistenförmig. Echtes und Gegentrommelfell von gleicher Größe. Im übrigen die Verhältnisse von *Th. ditissima* (33).

35. *Gonitis designana* Wlk. ♀.

Bolivia.

Stigmendeckel normal. Die gerade, länglich leistenförmige Epaulette erstreckt sich über den ganzen lateralen Rand des echten Trommelfelles und die breite Conjunctiva ist zu einer fester gespannten Membran geworden. Gegentrommelfell größer als das echte Trommelfell, undurchsichtig. Wände der Gegen-Tympanalgruben einander median fast berührend.

36. *Homoptera exhausta* GNÉE. ♂.

Panama.

Stigmendeckel groß, löffelförmig. Epaulette länglich, schmal, etwas gebogen, trennt eine etwas straff gespannte Conjunctiva vom echten Trommelfell ab, ähnlich wie bei *Gonitis* (35). Gegentrommelfell größer als das echte Trommelfell, in starkem Winkel zu letzterem, undurchsichtig. Gegen-Tympanalgruben kugelig mit gemeinsamer, medianer Scheidewand. Lamelle nicht deckend. Epimerale und zentrale Tympanalkammern, besonders erstere, ausgebildet.

37. *Bolina fascicularis* Hb. ♀.

Columbia.

Stigmendeckel löffelförmig. Epaulette länglich, gerundet. Conjunctiva trommelfellartig gespannt. Gegentrommelfell größer als das echte Trommelfell, undurchsichtig. Die verhältnismäßig kleinen Gegen-Tympanalgruben eiförmig, mit gemeinsamer medianer Scheidewand. Lamelle deckend. Kleine epimerale und größere, median aneinanderstoßende, zentrale Tympanalkammern.

38. *Peosina numerica* Drury. ♂.

Süd-Brasilien.

Stigmendeckel löffelförmig. Epaulette länglich, schmal, in der

Mitte mit einem Knick nach innen (medianwärts). Conjunctiva straff gespannt. Echtes und Gegentrommelfell von gleicher Größe, letzteres auffallend langgestreckt, zart, aber undurchsichtig. Gegen-Tympanalgruben eiförmig, ihre Wände einander median berührend. Epimerale Kammer vorhanden. Lamelle deckend.

39. *Syrnia hypnois* HB. ♀.

Süd-Brasilien.

Stigmenteckel normal. Epaulette länglich, schmal, mit einem Knick in der Mitte, wie bei *Peosina* (38). Conjunctiva ein wenig gespannt. Gegentrommelfell größer als das echte Trommelfell, undurchsichtig, der Form nach mit dem von *Catocala* (31) übereinstimmend. Wände der Gegen-Tympanalgruben getrennt, wie bei *Catocala*, aber verhältnismäßig ein gutes Stück kleiner als bei dieser. Kleiner Bügel. Lamelle nicht deckend. Epimerale Kammer äußerlich vorhanden.

40. *Erebus odora* L. ♂.

Arasan.

Stimmt mit der vorigen Art *Syrnia* (39) weitgehend überein. Die beiden letztgenannten Gattungen *Syrnia* und *Erebus* scheinen mit *Catocala* einen übereinstimmenden Typus zu repräsentieren.

V. Hypenidae.

41. *Herminia tentacularia* L. ♂ (hist.).

Der ganze vordere Teil des 1. abdominalen Pleurons ragt in Form einer Hautfalte nach vorn über das 1. abdominale Stigma hinweg und bildet dieserart einen Stigmenteckel. Epaulette mit rauher Oberfläche. Gegentrommelfell etwa $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ so groß wie das echte Trommelfell, undurchsichtig. Gegen-Tympanalgruben klein, ihre medianen Wände weit voneinander getrennt. Bügel nicht vorhanden. Lamelle nicht deckend. Der Chordotonalstrang, mit zwei Sinneszellen und Stiften, ließ nichts Absonderliches erkennen.

42. *Hypena proboscidalis* L. ♂

Stigmenteckel wie bei *Herminia* (41) eine Vorstülpung des ganzen 1. abdominalen Pleurons und nicht eines abgeschnürten Teiles desselben. Gegentrommelfell kleiner als das echte Trommelfell,

kreisrund, undurchsichtig. Gegen-Tympanalgruben zum Unterschiede von *Herminia* mit ihren Wänden median einander berührend.

VI. Agaristidae.

43. *Ophthalmis zelleri* BTL. (= *cincta* Bsd.). 2 ♂♂.

Batjan.

Kein Tympanaldeckel, das 1. abdominale Stigma liegt frei. Epaulette kräftig, gezackt, wie es scheint, ein konstantes Merkmal der Agaristiden. Das Trommelfell normal gelegen, wie bei den Nocuiden, der Chordotonalstrang inseriert näher gegen seinen oberen Rand hin, nicht in der Mitte. Gegentrommelfell etwa 5mal so groß, undurchsichtig. Gegen-Tympanalgruben mächtig groß, eiförmig, mit großer medianer Scheidewand. Kein Bügel. Lamelle etwas deckend, kräftig, kompakt. Da kein Tympanaldeckel vorhanden ist, liegt das Trommelfell ziemlich offen und ungeschützt. Akzessorische Tympanalkammern sind nicht vorhanden. Eine sonderbare Eigentümlichkeit des Organs, auf die schon JORDAN bei Agaristiden aufmerksam macht, ist, daß man vorn am Abdomen durch ein scheinbares Loch quer durch den Körper des Tieres hindurchschauen kann. Das kommt zustande, indem das Tergum des 1. abdominalen Segments sich vorn nicht fest an die Lamelle anlegt, sondern beiderseits einen weiten Spalt freiläßt. Durch diese Spalten, die in die Gegen-Tympanalgruben führen, kann man nun durch das Tier quer hindurchsehen, denn die mediane Scheidewand beider Gruben ist durchsichtig. Speziell bei Agaristiden pflegt die mediane Scheidewand zart, glashell und irisierend wie ein Trommelfell zu sein. Die Gestaltung dieses tympanalen Organs ist für die Mehrzahl der Agaristiden typisch.

44. *Episteme hesperioides* Wlk. 2 ♂♂, 1 ♀.

Borneo.

Mit *Ophthalmis* (41) übereinstimmend.

45. *Episteme spoliatrix* Stgr. 2 ♂♂, 1 ♀.

Borneo.

Ein großer, stark vorgewölbter Stigmendeckel ist vorhanden, außerdem noch ein kleiner, vorspringender Höcker vorn an der Rinne, die Tergum und Pleuron des 1. abdominalen Segments abgrenzt. Im übrigen hat das Organ die bei den vorigen beiden Arten

(43 u. 44) genannten Merkmale. Auffallend ist, daß den Männchen dieser Art der sogenannte „Duftpinsel“ fehlt, den die meisten untersuchten Agaristiden und auch die zur gleichen Gattung gehörige *hesperioides* (44) vorn seitlich am Abdomen tragen.¹⁾ Ich nahm an, das Fehlen des Duftpinsels sei in Zusammenhang mit der Ausbildung des Stigmendeckels zu bringen, der diese Art charakterisiert. Da mir anfangs nur Männchen von *Episteme* zur Verfügung standen, ließ ich mir von *Episteme hesperioides* ein Weibchen kommen, um mich zu überzeugen, ob dem ♀, dem das Duftorgan abgeht, statt dessen nicht ein Stigmendeckel eigen sei. Doch fand ich mich in meiner Erwartung getäuscht: bei allen untersuchten Arten der Agaristiden ist das Tympanalorgan in beiden Geschlechtern gleich, in den meisten Fällen ohne Stigmendeckel, bei *Spoliatrix* mit einem solchen.

46. *Alypia octomaculata* FABR. ♂, ♀.

(Fig. 19.)

Nordamerika.

Das Organ ebenso ausgebildet wie bei *Ophthalmis zelleri* und *Episteme hesperioides*. Das günstige Präparat in Fig. 17. zeigt, daß der chordotonale Strang näher gegen den oberen Rand des Trommelfelles (*T*) hin inseriert, was vielleicht für alle Agaristiden gilt. Die Ausbildung eines wenig vorspringenden Bügels (*B*) ist gleichfalls zu erkennen. Die Gegentrommelfelle (*GT*) sind in der Mitte etwas durchsichtiger.

47. *Hecatesia falcata* DRUCE. 2 ♂♂.

Panama(?).

Stigmendeckel normal. Epaulette kräftig, gezackt. Conjunctiva etwas straff gespannt. Der Chordotonalstrang inseriert näher gegen den oberen Rand des Trommelfelles hin. Gegentrommelfell doppelt

1) Es ist ein ähnliches Organ wie bei vielen Noctuiden, wo gleichfalls eine starke Variation in der Ausbildung des Organs bei nahe verwandten Arten eine häufige Erscheinung ist. Neuerdings ist die Noctuide *Hydroecia nietitans* BKH. nach den Geschlechtsorganen in mehrere Arten zerspalten worden, und Herr Mag. PETERSEN war so lebenswürdig, mir Präparate zu zeigen, die erwiesen, daß sogar bei diesen in hohem Grade nahe stehenden Arten das „Duftorgan“, sowohl die Haarpinsel als auch die zugehörigen Drüsenkomplexe, bezüglich ihrer Ausbildung ganz verschieden sind.

so groß, oval, in der medianen Hälfte glashell durchsichtig, irisierend. Gegen-Tympanalgruben eiförmig, mit gemeinsamer medianer Scheidewand. Bügel nicht vorhanden. Lamelle deckend. Epimerale und zentrale akzessorische Tympanalkammern leicht angedeutet.

Bei dieser Art habe ich mich auch von dem Vorhandensein einer besonderen Vorrichtung am Vorderflügel überzeugen können, einer aufgetriebenen und quer gerippten Stelle am Vorderrand des Vorderflügels, die sehr auffallend aussieht und als Schallapparat gedeutet worden ist. Die Art soll denn auch beim Fluge ein Summen, ähnlich einer Hummel, hören lassen (JAPHA).

48. *Orthia augias* H. S. ♂, ♀.

Bolivia.

49. *Seirocastnia lindigii* FELD. ♂, ♀.

Amazonas.

Bei beiden letztgenannten Arten (48 u. 49) ist das Organ nach dem Typus von *Ophthalmis zelleri* (43) gebaut und in beiden Geschlechtern gleich. Von einigen Autoren wurden sie zu den Castniiden gestellt, doch reiht KIRBY sie wohl mit Recht den Agaristiden ein. Den vier Arten echter Castniiden, die ich untersuchte, fehlt das Organ vollständig. Bezüglich der Ausbildung des Organs repräsentieren sämtliche Agaristiden einen recht einheitlichen Typus, und es ist dabei nicht von Belang, ob die Arten dem indoaustralischen oder dem amerikanischen Faunengebiete angehören.

VII. Nolidae.

50. *Nola cuculatella* L. 2 ♀♀.

(Fig. 13 u. 14.)

Ein Stigmendeckel wird durch einen großen, nach vorn gewölbten Teil des 1. abdominalen Pleurons gebildet. Epaulette zart, schmal, länglich. Conjunctiva groß. Gegentrommelfell etwa $\frac{1}{3}$ so groß wie das echte Trommelfell und undurchsichtig. Wände der Gegen-Tympanalgruben, die nur schwach ausgebildet sind, median getrennt. Bügel nicht vorhanden. Lamelle nicht deckend.

VIII. Cymbidae.

51. *Hylophila prasinana* L. 2 ♀♀.

Stigmendeckel normal. Epaulette schwach gezackt, erstreckt sich äußerlich nur längs des oberen Teiles der Grenze von Conjunctiva und Trommelfell. Letzteres dreieckig, trüb durchsichtig. Gegentrommelfell etwas größer, undurchsichtig, mit Rücksicht auf die eigentümliche Gestalt des Metascutellums dorsal vom echtem Trommelfell gelegen. Gegen-Tympanalgruben wenig ausgebildet, median weit voneinander entfernt. Bügel nicht vorhanden. Lamelle breit, ein wenig deckend.

52. *Earias vernana* Hb. ♂, ♀ (hist.).

(Fig. 24.)

Stigmendeckel nicht vorhanden. Das 1. abdominale Stigma liegt in einer besonderen Chitinplatte des 1. abdominalen Pleuron, die sich aber nicht als Falte abhebt. Epaulette länglich, gerundet. Conjunctiva sehr groß, blasig aufgetrieben. Gegentrommelfelle kleiner als die echten Trommelfelle, nah aneinandergerückt, trüb durchsichtig. Gegen-Tympanalgruben klein, ihre Wände aber dennoch median zusammengewachsen. Ein winzig kleiner Bügel vorhanden. Lamelle etwas deckend. Zentrale akzessorische Tympanalkammern ausgebildet, median etwas zusammengewachsen. Das Organ weicht stark sowohl von dem der *Hylophila* (51) als auch von *Nola* (50) ab.

IX. Cocytidae.

53. *Cocytia d'urvillei* BOISD. ♀.

Neuguinea.

Großer löffelförmiger Stigmendeckel. Epaulette groß, kräftig, eben. Gegentrommelfell größer als das echte Trommelfell, undurchsichtig. Gegen-Tympanalgruben kugelig, ihre Wände einander median berührend. Lamelle ein wenig deckend. Das Organ dieser Seltenheit würde zu demjenigen der exotischen Syntomiden am meisten Beziehung haben, wenn nicht das Vorhandensein des Stigmendeckels, der bei Syntomiden nie vorkommt, ihm eine ganz isolierte Stellung einräumt.

X. Syntomidae.

54. *Syntomis phegea* L. ♂, ♀.

Ob dieser Falter ein tympanales, resp. chortodonales Organ besitzt, muß noch unentschieden bleiben. Die Conjunctiva dehnt sich bis zur Lamelle aus, ein Trommelfell ist dort nicht vorhanden, und einen Chordotonalstrang habe ich nicht finden können. Dagegen ist das undurchsichtige Gegentrommelfell wohl vorhanden, und innen-seits befindet sich eine Tracheenblase, die der Tympanalblase entspricht. Die medianen Wände der Gegen-Tympanalgruben nicht sehr weit voneinander getrennt.

55. *Syntomis waka* PAGENST. 2 ♀♀.

Key-Inseln.

56. *Syntomis fortunei* BOISD. 2 ♀♀.

Japan.

57. *Syntomis caspia* STGR. ♂.

Derbent.

Die Verhältnisse bei den 3 letztgenannten Syntomis-Arten (55 bis 57) sind dieselben wie bei *Syntomis phegea* (54); vielleicht nur, daß das Gegentrommelfell bei ihnen etwas zarter ist.

58. *Dysauxes punctata* F. ♂.

Kein Tympanaldeckel vorhanden, 1. abdominales Stigma freiliegend. Epaulette nicht erkennbar. Trommelfell klein, kaum durchsichtig; der Chordotonalstrang inseriert näher gegen den oberen Rand des Trommelfells hin. Gegentrommelfell doppelt so groß, von ebenderselben Struktur. Wände der Gegen-Tympanalgruben einander fast berührend. Lamelle nicht deckend, so daß das echte Trommelfell ziemlich offen daliegt.

59. *Dysauxes ancilla* L. ♀.

Ebenso wie *punctata* (58).

60. *Isanthrene crabroniformis* STGR. ♀.

Panama.

Prästigmatischer Tympanaldeckel mächtig groß, löffelförmig, nach vorn über das echte Trommelfell hinübergewölbt. Das 1. ab-

dominale Stigma unten an der Basis des Tympanaldeckels befindlich. Epaulette unregelmäßig. Der Chordotonalstrang inseriert nah gegen den hinteren und oberen Rand des Trommelfells hin. Gegentrommelfell oval, etwa $\frac{1}{3}$ so groß wie das echte Trommelfell, undurchsichtig. Wände der beiden Gegen-Tympanalgruben getrennt. Lamelle nicht deckend. Das Organ ist typisch für eine ganze Anzahl Syntomiden und Arctiiden.

61. *Cosmosoma centrale* v. *cingulatum* BTLR. 2 ♂♂.

Das Organ ähnlich dem von *Isanthrene* (60), nur ist der prästigmatische Tympanaldeckel weichhäutig, nicht aus festem Chitin und legt sich mit seinem Rande dem Trommelfellrahmen derart an, daß er eine geschlossene Kuppel über dem Trommelfell bildet, in deren Höhle (der Tympanalgrube) nur längs der Epaulette ein offengebliebener Spalt hineinführt.

62. *Macrocneme lades* CRAMER. ♂.

Brasilien.

Ähnlich der *Cosmosoma* (61).

63. *Dinia aeagrus* CR. ♂.

Peru.

Der fester chitinisierte prästigmatische Tympanaldeckel stellt das Organ mehr in die Nähe von *Isanthrene* (60). Das Gegentrommelfell verhältnismäßig noch kleiner als bei *Isanthrene*.

64. *Euchromia amoena* MÖSCHLER. 2 ♀♀.

Delagoa-Bay.

Diese afrikanische Species erinnert in der Ausbildung des Organs auch sehr an die südamerikanischen *Isanthrene* (60) und *Dinia* (63).

Bei den untersuchten Syntomiden läßt sich eine Teilung in drei wohlunterschiedene Gruppen durchführen, die zugleich als Entwicklungsstufen des Organs charakteristisch sind.

1. Gattung *Syntomis* mit fraglichem Organ, ohne echtes Trommelfell.

2. Gattung *Dysauxes* mit vollständigem Organ, aber ohne Tympanaldeckel.

3. Die übrigen, exotischen Gattungen mit besonders gut ausgeprägtem prästigmatischen Tympanaldeckel.

XIa. Paliarktische Arctiiden.

65. *Spilosoma menthastri* ESP. ♂, ♀ (hist.).

(Fig. 3, 7 u. 17.)

Großer, schmaler, prästigmatischer Tympanaldeckel. Epaulette unbedeutend entwickelt. Trommelfell klein, versteckt gelegen. Gegentrommelfell noch etwa $\frac{1}{6}$ so groß, so winzig wie bei keiner anderen Art. Es ist oval, von grober Struktur. Wände der Gegentympanalgruben getrennt. Bügel nicht vorhanden. Lamelle nicht deckend. Keinerlei akzessorische Tympanalkammern.

66. *Dionychopus niveus* MÉN. ♂.

Ähnlich der *Spilosoma menthastri* (65), jedoch das Gegentrommelfell nur $\frac{1}{2}$ so groß wie das echte Trommelfell.

Bei mehreren ♂♂ dieses Falters beobachtete DÖNITZ ein zirpendes Geräusch: „Die Unterseite der Oberflügel hat nahe dem Hinterrande an der Wurzel und die Oberseite der Hinterflügel an einem aufgetriebenen hohen Wulste nah dem Vorderrande eine Bürste aus Dornen, durch Reiben der beiden Bürsten entsteht das Zirpen.“ (JAPHA).

67. *Diacrisia sanio* L. (= *russula* L.). ♂.

Prästigmatischer Tympanaldeckel sehr groß, löffelförmig, an den Tympanaldeckel der Syntomiden *Isanthrene* und *Diria* erinnernd. Der Chordotonalstrang inseriert näher gegen den oberen Rand des Trommelfelles hin. Das Gegentrommelfell länglich birnförmig, undurchsichtig, etwa $\frac{1}{2}$ so groß wie das echte Trommelfell. Die Wände der Gegentympanalgruben median nicht so weit voneinander getrennt wie bei *menthastri* (65).

68. *Arctia caja* L. ♂ (hist.).

Gegentrommelfell ebenso groß wie das echte Trommelfell. Die übrigen Verhältnisse wie bei *menthastri* (65).

69. *Callimorpha dominula* L. ♂, ♀ (hist.).

(Fig. 29—31, 34—40.)

Der prästigmatische Tympanaldeckel besonders fest chitiniert. Gegentrommelfell kreisrund, im übrigen mit *Diacrisia* (67) übereinstimmend.

70. *Arctinia caesarea* GOEZE (= *luctifera* ESP.). ♂, ♀ (hist.).
(Fig. 22.)

Mit der vorhergenannten *C. dominula* weitgehend übereinstimmend.

Die verhältnismäßig kleine Arctiide *Arctinia* hat entsprechend ihrer geringen Größe ein recht kleines Organ. Um so mehr fällt die bedeutende Größe des Chordotonalstranges (Fig. 22) auf, der an einem winzigen Trommelfell inseriert.

71. *Hypocrita jacobaeae* L. (hist.).
(Fig. 28.)

(Material zur histologischen Untersuchung verarbeitet.)

XIb. Exotische Arctiiden.

72. *Belemnia eryx* W_{LH}. ♂, ♀.

Amazonas.

Das Organ stimmt in hohem Grade mit dem der Syntomide *Isanthrene* (60) überein. In beiden Geschlechtern gleich.

73. *Trichomia albipunctata* SCHAUSS. ♂.

Venezuela.

Prästigmatisher Tympanaldeckel nicht sonderlich groß. Epaulette kräftig, lang, ein wenig nach außen gebogen. Das Trommelfell hat den Insertionspunkt des Chordotonalstranges in der Mitte. Gegentrommelfell größer als das echte Trommelfell, annähernd oval, undurchsichtig. Gegen-Tympanalgruben kugelig, ihre Wände berühren sich gegenseitig in der Medianebene. Das Organ hat für Arctiiden eine hohe Organisationsstufe.

74. *Elysias conferta* W_{LK}. ♂.

Süd-Brasilien.

Ähnlich der vorigen Art *Trichomia* (73), nur sind die Gegen-Tympanalgrubenwände median etwas voneinander getrennt.

75. *Amastus aconia* H. S. ♂.

Venezuela.

Prästigmatisher Tympanaldeckel etwas größer als bei *Elysias* (74).

Wesentlich anders ist das Gegentrommelfell: viel größer, zarter, kreisrund. Die übrigen Merkmale wie bei *Elysias*.

76. *Ecpantheria columbina* OBERTH. ♀.

Columbia.

Das Organ harmoniert am besten mit dem von *Spilosoma* (65), bis auf das längliche Gegentrommelfell, das etwa dieselbe Größe erreicht wie das echte Trommelfell.

XII. Hypsidae.

77. *Asota caricae* FABR. ♂, ♀.

Philippinen.

Prästigmatischer Tympanaldeckel klein. Epaulette eben, etwas nach innen gebogen. Gegentrommelfell größer als das echte Trommelfell, annähernd oval, undurchsichtig. Wände der Gegen-Tympanalgruben median nicht weit voneinander getrennt. Lamelle nicht deckend.

78. *Asota heliconia* DRUCE. ♂, ♀.

Java.

Wände der Gegen-Tympanalgruben sich gegenseitig median berührend, im übrigen mit *Asota caricae* (77) übereinstimmend.

79. *Neochera memblaria* CR. (= *Euplocia memblaria* STOLL). ♀.

Palavan.

Prästigmatischer Tympanaldeckel klein. Epaulette eben, nach außen gebogen, das Trommelfell infolgedessen kreisrund. Trommelfell trüb durchsichtig, der Insertionspunkt des Chordotonalstranges seinem oberen Rande genähert. Gegentrommelfell von der Größe des echten Trommelfelles, von unregelmäßiger Kontur, undurchsichtig. Wände der Gegen-Tympanalgruben einander median fast berührend.

Das Hypsiden-Organ stimmt mit demjenigen der Arctiiden im wesentlichen überein, viel mehr als mit dem Tympanalorgan der Lithosiiden.

XIII. **Lithosiidae.**80. *Lithosia lutarella* L. ♂, ♀.

(Fig. 4.)

Prästigmatischer Tympanaldeckel schmal und klein. Epaulette nicht sichtbar. Trommelfell ungeschützt und oberflächlich gelegen, wenig durchsichtig. Gegentrommelfell etwas kleiner, annähernd kreisförmig, undurchsichtig, ebenfalls recht offen daliegend. Das Organ ist für eine ganze Anzahl Lithosiiden typisch.

81. *Cybosia mesomella* L. ♂.

Mit der vorigen Art, *lutarella* (80), übereinstimmend.

82. *Oeonistis quadra* L. ♀.

Prästigmatischer Tympanaldeckel größer als bei *lutarella* (80). Epaulette schwach angelegt. Trommelfell viel tiefer und geschützter als bei *lutarella* und fast glashell, irisierend. Die Insertion des Chordotonalstranges ist dem oberen Rande des Trommelfells sehr genähert. Das Gegentrommelfell wie bei *lutarella*, ebenso oberflächlich gelegen.

83. *Endrosa aurita v. ramosa* F. E. S. ♂, ♀.

(Fig. 16.)

Das tympanale Organ ist recht abweichend gebaut. Das trüb durchsichtige Trommelfell ist in beiden Geschlechtern groß, besonders jedoch beim ♂! Es ist tief in die lateralen Tympanalgruben eingesenkt und annähernd transversal gestellt. Der Chordotonalstrang inseriert recht nah gegen den oberen Rand des Trommelfelles hin. Die Integumentfläche, die dem Gegentrommelfell entspricht, ist klein und hat eine so feste Cuticula, daß ich sie nicht als ein Trommelfell bezeichnen kann. Die dorso-medianen Einfaltungen sind in entsprechender Weise sehr klein.

Bei diesem Falter ist das Episternum beim ♂ blasenartig aufgetrieben und funktioniert vielleicht als Schallblase. Die Hervorbringung von Geräuschen ist beim ♂ dieser Species mehrfach beobachtet worden. Die Fig. 16 zeigt die nebeneinander gestellten Rückansichten des männlichen und weiblichen Thorax dieser Art, wodurch die sexuellen Verschiedenheiten, besonders in der Ausbildung des Trommelfelles (*T*) und des Episternums (*Bl* ♂, *Es* ♀), zur Geltung kommen.

84. *Endrosa irrorella* CL. ♂, ♀.

Ähnelt in hohem Grade der vorigen Species *aurita* (83).

H. Verzeichnis der untersuchten Arten.

(thor.) = tympanales Organ am Thorax; (abd.) = tympanales Organ am Abdomen; (—) = kein tympanales Organ gefunden.

Rhopalocera (—)

1. *Pieris brassicae* L.
2. *Argynnis aglaja* L.
3. *Satyrus semele* L.
4. *Lycaena icarus* ROTT.
5. *Augiades sylvanus* ESP.

Castniidae (—)

6. *Castnia mygdon* DALM.
7. — *licus* CR.
8. — *caricae* CR.
9. *Synemon theresa* DBLD.

Sphingidae (—)

10. *Sphinx ligustri* L.
11. *Hyloicus pinastri* L.
12. *Deilephila euphorbiae* L.
13. *Hemaris fuciformis* L.

Notodontidae (thor.)

14. *Dicranura vinula* L.
15. *Lophopteryx camelina* L.
16. *Phalera bucephala* L.
17. *Pheosia tremula* CL.
18. *Nyctalea ebolea* CR.
19. *Crino besckei* HB.

Thaumetopoeidae (thor.)

20. *Thaumetopoea proccionea* L.

Lymantriidae (thor.)

21. *Orygia antiqua* (♀ ohne Organ)
22. *Dasychira fascelina* L.
23. *Stilpnotia salicis* L.
24. *Lymantria monacha* L.

Lasiocampidae (—)

25. *Malacosoma neustria* L.
26. *Eriogaster lanestris* L.
27. *Macrothylacia rubi* L.

Ceratocampidae (—)

28. *Eacles imperialis* DURRY.
29. *Citheronia brissotii* BOISD.

Endromididae (—)

30. *Endromis versicolora* L.

Lemoniidae (—)

31. *Lemonia dumi* L.

Saturniidae (—)

32. *Saturnia pyri* SCHIEF.

Brahmaeidae (—)

33. *Brahmaea ledereri* RGHFR.

Bombycidae (—)

34. *Bombyx mori* L.

Drepanidae (abd.)

35. *Drepana falcatoria* L.
36. *Oreta pulchripes* ab. *calceolaria* BUTL.

Callidulidae (—)

37. *Cleosiris catanita* BOISD.
38. *Callidula petavia* CR.

Thyrididae (—)

39. *Thyris fenestrella* SC.

Noctuidae (thor.)

40. *Demas coryli* L.
41. *Acronycta alni* L.
42. *Agrotis augur* F.
43. — *obscura* BRAHM.
44. — *pronuba* L.
45. — *nigricans* L.

46. *Charaeas graminis* L.
47. *Mamestra brassicae* L.
48. *Bryophila perla* F.
49. *Diloba caeruleocephala* L.
50. *Hadena amica* TR.
51. *Thecophora fovea* TR.
52. *Hydroecia nictitans* BKH.
53. *Amphipyra tragopogonis* L.
54. *Taeniocampa gothica* L.
55. *Xylina ingrica* H. S.
56. *Cucullia umbratica* L.
57. *Heliothis peltigera* SCHIFF.
58. *Acontia lucida* HUFN.
59. *Erastria argentula* HB.
60. *Emmelia trabealis* SC.
61. *Scoliopteryx libatrix* L.
62. *Plusia moneta* F.
63. — *chrysitis* L.
64. — *gamma* L.
65. *Catocala fraxini* L.
66. — *nupta* L.
67. *Dyops confligens* WLK.
68. *Thyria ditissima* WLK.
69. *Gonodonta sinaldus* GNÉE
70. *Gonitis designana* WLK.
71. *Homoptera exhausta* GNÉE
72. *Bolina fascicularis* HB.
73. *Peosina numerica* DRURY
74. *Syrnia hypnois* HB.
75. *Erebus odora* L.

Hypenidae (thor.)

76. *Hermينيا tentacularia* L.
77. *Hypena proboscidalis* L.

Agaristidae (thor.)

78. *Ophthalmis zelleri* BTL.
79. *Episteme hesperioides* WLK.
80. — *spoliatrix* STGR.
81. *Alypia octomaculata* FABR.
82. *Hecatesia falcata* DRUCE
83. *Orthia augias* H. S.
84. *Seirocastnia lindigii* FELD.

Cymatophoridae (abd.)

85. *Thyatira batis* L.
86. *Cymatophora or* F.

87. *Cymatophora duplaris* L.
88. *Polyploca flavicornis* L.

Brepidae (abd.)

89. *Brephos parthenias* L.

Geometridae (abd.)

90. *Geometra papilionaria* L.
91. *Acidalia fumata* STPH.
92. *Lygris pyropata* HB.
93. *Hybernia defoliaria* CL.

Uraniidae (abd.)

94. *Urania croesus*

Epiplemidæ (abd.)

95. *Epiplema exornata* EV.

Nolidæ (thor.).

96. *Nola cuculatella* L.

Cymbidae (thor.)

97. *Earias vernana* HB.
98. *Hylophila prasinana* L.

Cocytidae (thor.)

99. *Cocytia d'urvillei* BOISD.

Syntomidae (thor.)

- | | | |
|---|---|--|
| <ol style="list-style-type: none"> 100. <i>Syntomis phegea</i> L. 101. — <i>waka</i> PAGENST. 102. — <i>fortunei</i> BOISD. 103. — <i>caspia</i> STGR. 104. <i>Dysauxes ancilla</i> L. 105. — <i>punctata</i> F. 106. <i>Isanthrene crabroniformis</i> | } | Vorhanden-
sein d. Org.
fraglich |
| <ol style="list-style-type: none"> 107. <i>Cosmosoma cingulatum</i> BTL. 108. <i>Macrocneme lades</i> CR. 109. <i>Dinia aeagrus</i> CR. 110. <i>Euchromia amoena</i> MÖSCHL. | | |

Arctiidae (thor.)

111. *Spilosoma menthastris* ESP.
112. *Dionychopus niveus* MÉN.
113. *Phragmatobia fuliginosa* L.
114. *Diaerisia sanio* L.
115. *Arctia caja* L.

116. *Arctinia caesarea* GOEZE
117. *Callimorpha dominula* L.
118. *Hypocrita jacobaeae* L.
119. *Belemnia eryx* WLK.
120. *Trichomia albipunctata* SCHAUSS.
121. *Elysias conferta* WLK.
122. *Amastus aconia* H. S.
123. *Epantheria columbina* OBERTH.
124. *Correbia lycoides* WLK.
125. *Pericopis jansonii* BTL.

Hypsiidae (thor.)

126. *Asota heliconia* DRUCE
127. — *caricae* FABR.
128. *Neochera membraria* CR.

Lithosiidae (thor.)

129. *Endrosa irrorella* CL.
130. — *aurita* var. *ramosa* F. E. S.
131. *Cybosia mesomella* L.
132. *Comacla senex* HB.
133. *Oeonistis quadra* L.
134. *Lithosia lutarella* L.

Heterogynidae (—)

135. *Heterogynis penella* HB.

Zygaenidae (—)

136. *Zygaena filipendulae* L.
137. *Ino statices* L.

Chalcosiidae (—)

138. *Pompelona acrocyanca* H. S.
139. *Chalcosia coliadoides* WLK.
140. *Ilistia flabellicornis* FABR.

Megalopygidae (—)

141. *Somabrachys infusca* KLUG.

Cochlididae (—)

142. *Cochlidion limacodes* HUFN.
143. *Heterogenea asella* SCHIFF.

Psychidae (—)

144. *Pachytelia unicolor* HUFN.
145. *Psyche viadrina* STGR.

Sesiidae (—)

146. *Sesia scoliaeformis* BKH.

Cossidae (—)

147. *Cossus cossus* L.

Hepialidae (—)

148. *Hepialus humuli* L.

Pyralidae (abd.)

149. *Aphomia sociella* L.
150. *Crambus pratellus* L.
151. *Eurrhynx urticae* L.

Microlepidoptera exc.

Pyralidae (—)

152. *Alucita pentadactyla* L.
153. *Pandemis heparana* SCHIFF.
154. *Yponomeuta evonymellus* L.
155. *Incurvaria capitella* CL.

Dorpat, den 26. Februar 1913.

Nachwort.

Die vorliegende Arbeit war bereits im Frühling 1913 im Manuskript niedergeschrieben, konnte aber aus gewissen Gründen erst ein Jahr später der Redaktion der Zoologischen Jahrbücher eingesandt werden. Hier traf das Manuskript 14 Tage vor Kriegsbeginn ein. Damit wurde die Veröffentlichung vorderhand unmöglich, da ich mich in Rußland aufhielt, so daß mir die Korrekturen nicht zugestellt werden konnten. Die völlige Ungewißheit über die

Dauer dieses Aufschubes veranlaßte mich, noch eine vorläufige Mitteilung unter dem Titel „Notes supplémentaires sur l'organe tympanal thoracal des Noctuides et de quelques autres familles de Lépidoptères“ in Rev. Russe Entomol. 1916, Vol. 16, p. 249—265, 7 fig. zu veröffentlichen.¹⁾

Die Umstände fügten es, daß ich jetzt im Zoologischen Institut in Gießen arbeiten kann und hier imstande bin, meine endgültige Arbeit noch einmal durchzusehen. Veränderungen im Text vorzunehmen halte ich für müßig, denn die augenblickliche Kriegslage würde mir nicht gestatten, die unterdeß erschienene Literatur ausreichend zu berücksichtigen. Nur auf eine 1915 erschienene Arbeit, die mir vom Verf. freundlichst überreicht wurde, möchte ich hier eingehen. In „Faune de la Russie“, redigiert von N. V. NASSONOW, Vol. 1. der Insecta Lepidoptera, Petrograd 1915, bespricht N. J. KUSNEZOW auf p. CLXXXIV—CLXXXVII die Tympanalorgane und gibt eine Zeichnung sowohl vom thoracalen als auch vom abdominalen Organ der Lepidopteren. Die Abbildung des thoracalen Organs, fig. 87, stimmt im wesentlichen mit der Abbildung fig. 1 meiner vorl. Mitt. von 1911, die dem Autor vorgelegen, überein. Jedoch gibt KUSNEZOW darin seine auf gründlicher Kenntnis des Chitinskelets der Lepidopteren beruhende Auffassung über einige das Organ zusammensetzende Sclerite wieder, die meine vorliegende Darstellung in einem Punkte ergänzt, indem er meine „Epaulette“ dem „Metapostparapterum“ anderer Lepidopteren gleichsetzt. Meine „Ligamentfalte“ bezeichnet KUSNEZOW als „Squama“ oder „Postala“, das „stützende Haftstück der Hüfte“ als „Metamerum“, was zur Synonymie der Ausdrücke erwähnt sein mag.

Dagegen kann ich KUSNEZOW's allgemeiner Beurteilung der Tympanalorgane der Lepidopteren nicht in allen Punkten zustimmen. „In vielen Fällen“, schreibt KUSNEZOW, „kann auch nicht die „tympanale“ Natur dieser Gebilde als bewiesen gelten, welche sehr an Gebilde androconialen Charakters erinnern, d. h. an Duft- und sekundäre Geschlechtsorgane (JORDAN, 1905)“. Ich halte es für außerhalb jeder Diskussion liegend, daß mit scolopoferem Sinnesapparat an einem Trommelfell versehene Organe nichts anderes sein können als Tympanalorgane und daß sie unter keinen Umständen mit „Duft-

1) Diese Veröffentlichung konnte darum nicht in deutscher Sprache geschehen, weil der Gebrauch meiner Muttersprache in Rußland auch in wissenschaftlichen Arbeiten untersagt war, um den Staat vor der Vergewaltigung durch deutsches Wesen („njemétzkoje sassilje“) zu schützen.

organen“ verglichen werden können. KUSNEZOW scheint zu ignorieren, daß nicht das Trommelfell, sondern der stiftchenenthaltende Sinnesapparat den tympanalen Organen der Insecten ihren spezifischen Charakter gibt, denn das Vorkommen eines solchen Sinnesapparats bei den Organen der Lepidopteren wird von ihm überhaupt nicht erwähnt. Zarte Membranen gibt es am Körper der Lepidopteren in großer Zahl, die man aber nicht ohne weiteres als Trommelfelle ansehen kann, und ich kann mich auch KUSNEZOW nicht anschließen, wenn er (bei *Catocala*) meine „Conjunctiva“ mit zum Trommelfell rechnet und als Tympanum bezeichnet.

Bemerken will ich noch, daß KUSNEZOW in demselben Werke seine eigene Systematik der Lepidopteren darstellt, die insofern beachtenswert ist, als KUSNEZOW, mehr als alle früheren Autoren, sich nicht auf ein einziges Organsystem beschränkt, sondern die gesamte vergleichende Anatomie der Lepidopteren, soweit sie in den letzten Jahrzehnten erforscht wurde, systematisch verwertet. Es mag ein zufälliges Zusammentreffen sein, daß seine Darstellung vollkommen mit JORDAN's Befunden über die Verbreitung der Tympanalorgane bei Lepidopteren (vgl. S. 278 und Kap. C. dieser Arbeit) harmoniert. Diese Befunde JORDAN's, der die eigentlichen Teile des thoracalen Tympanalorgans gar nicht kannte, sind aber ungenügend, wie schon der Umstand zeigt, daß JORDAN den Notodontiden ein solches Organ abspricht. Die Notodontiden und Thaumetopoeiden mit wohlausgebildetem thoracalem Tympanalorgan stellt KUSNEZOW u. a. mit Geometriden und Uraniiden, die ein abdominales Tympanalorgan besitzen, in ein und dieselbe Serie, statt sie der Serie der Noctuidea, mit Noctuiden und Arctiiden, anzugliedern. Es scheint mir vollkommen ausgeschlossen, daß das thoracale Tympanalorgan, welches in allen Familien ein auffallend einheitliches Gepräge trägt, in der phylogenetischen Entwicklung der Lepidopteren zweimal getrennt voneinander aufgetreten sein könnte, und ich halte es für sicher, daß alle Familien, die dieses Organ besitzen, phylogenetisch einander viel näher stehen müssen als irgendwelchen anderen Familien, bei denen statt dessen ein anderes Tympanalorgan zur Ausbildung gelangte.

Auf Grund dieses Satzes halte ich auch die von P. HAVERHORST ausgesprochene Vermutung einer Verwandtschaft der Notodontiden und Drepaniden für sehr unwahrscheinlich. In seiner Arbeit (Over de staartspitzen onzer Heterocera Poppen, in: Tijdschr. Entomol., Jg. 53, 1910, p. 285—304; Referat von A. DAMPF, in: Entomol.

Ztschr. Frankfurt a. M., Jg. 25, No. 11) begründet HAVERHORST die Verwandtschaft der Notodontiden und Drepaniden mit der Ähnlichkeit der Cremasterspitzen bei den Puppen von *Pygaera* und *Drepana*. Wie jedoch DAMPF dazu richtig bemerkt, können diese Merkmale nur mit Vorsicht zu systematischen Schlußfolgerungen benutzt werden, da sie stark der Anpassung unterworfen sind.

Die von mir vertretene Ansicht über die Homologie des thoralen Tympanalorgans bei allen Familien der Lepidopteren, denen es eigen ist, bezieht sich nur auf dieses. Zur Frage, ob die abdominalen Tympanalorgane der Lepidopteren, die stark untereinander abweichen, als homologe Gebilde zu betrachten sind, vermag ich nicht Stellung zu nehmen; es wird hierüber die Bearbeitung dieser Organe von v. KENNEL entscheidend sein.

Die erneute Durchsicht meiner Arbeit führte zu einer geeigneteren Figurenanordnung sowie zur Hinzunahme einiger neuer Figuren. Herrn Prof. J. W. SPENGEL, dessen Ratschlägen ich zu diesen Verbesserungen der Ausstattung folgte, spreche ich hierfür meinen wärmsten Dank aus.

Gießen, den 22. August 1918.

Literaturverzeichnis.

Spezielles Literaturverzeichnis über Gehör bei Lepidopteren.

1909. DEEGENER, Über ein neues Sinnesorgan am Abdomen der Noctuiden, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., p. 631—650.
1911. EGGERS, Über das thoracale Tympanal-Organ der Noctuiden, in: SB. Natf.-Ges. Dorpat, Vol. 30, p. 138—145.
1909. GORKA, Különös érzékszervek a lepkék szarnyán, in: Potf. Term. Közl. Budapest, Vol. 41, p. 125—128.
1901. GÜNTHER, Über Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat., p. 567 u. 569.
1909. HAMANN, Haben Schmetterlinge Gehörsinn?, in: Intern. entomol. Z. Guben, p. 141.
1909. HEINRICH, Haben Schmetterlinge Gehörsinn?, *ibid.*, Jg. 2, No. 44.
1905. JORDAN, Note on a peculiar secondary sexual character found among Geometridae at the sensory organ situated at the base of the abdomen, in: Nov. zool., Vol. 12, p. 506—508.
1905. KUSNEZOW (Referat über die JORDAN'sche Abhandlung, sowie über einige andere das Gehör der Lepidopteren betreffende Angaben), in: Rev. Russe Entomol., Vol. 5, p. 272—273.
1912. v. KENNEL, Über Tympanalorgane im Abdomen der Spanner und Zünsler, in: Zool. Anz., Vol. 39, p. 163—170.
1833. KIRBY und SPENCE, Einleitung in die Entomologie, Stuttgart und Tübingen, Vol. 4, p. 243.
1881. MEINERT, Sur un organe des Lépidoptères homologue aux balanciers (haltères) chez les Diptères, in: Entomol. Tidskr., Vol. 1, p. 168.
1882. MINOT, Comparative morphology of the ear, fourth article, in: American Journ. Otol., Vol. 4, p. 89—168.
1885. —, Anatomy of Aletia argillacea, in: U. S. Dept. Agr., 4. Rep. U. S. entomol. Comm., p. 50.

1912. PETER, Versuche über das Hörvermögen eines Schmetterlings (Endrosa v. ramosa), in: Biol. Ctrbl., Vol. 32, p. 724—731.
1904. PETERSEN. Die Morphologie der Generationsorgane der Schmetterlinge, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg, Vol. 16, p. 31.
1909. —, Ein Beitrag zur Kenntnis der Gattung Eupithecia, in: Deutsch. entomol. Ztschr. Iris, p. 207 u. 217.
1910. RICHTER, O., Gesicht und Gehör bei den Schmetterlingen, in: Internat. entomol. Z., Vol. 4, p. 42—43.
1910. RÖBER, Gehörsinn bei Schmetterlingen, in: Z. wiss. Insektenbiol., p. 355. (Enthält die Beobachtung, daß ein gefangenes ♂ von *Acherontia atropos* ein ♀ herangelockt habe, wobei die Verständigung durch Stimmäußerung vor sich gegangen sei.)
1885. ROMANES, Die geistige Entwicklung im Tierreich, Leipzig (p. 88 gibt der Verf. an, er habe anderorts über Gehörsinn bei Lepidopteren publiziert. Die Originalarbeit konnte ich nicht ermitteln).
1909. ROTHKE, Zum Hörvermögen der Schmetterlinge, in: Internat. entomol. Ztschr. Guben, Jg. 3, p. 162. (Über das Hörvermögen der Raupen von *Vanessa* berichtet ROTHKE in: Insektenbörse, Vol. 19, p. 314 und erhielt eine Bestätigung seiner Beobachtungen durch FISCHER in demselben Jahrgang d. Insektenbörse, p. 329.)
1899. SHARP, Insects, in: Cambridge Natural History, Vol. 6, p. 419.
1908. SPULER, Die Schmetterlinge Europas, Stuttgart, p. LIV (zitiert GÜNTHER und PETERSEN).
1877. SWINTON, On an organ of hearing in insects, with special reference to the Lepidoptera, in: Entom. monthl. Mag., Vol. 14, p. 121—126.
1880. —, Insect variety: its propagation and distribution, treating of odours, dances, colours and music in all grasshoppers, cicadae and moths, bugs, flies and ephemerae and exhibiting the bearing of the science of entomology on geology, London, p. 243—249.
1908. —, The family tree of moths and butterflies traced in their organs of sense, in: Soc. entomol., Vol. 23, p. 125.
1910. —, The vocal and instrumental music of Insects, in: Zoologist, Vol. 14, p. 430.
1911. STOBBE, Über das abdominale Sinnesorgan und über den Gehörsinn der Lepidopteren mit besonderer Berücksichtigung der Noctuiden, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, p. 93—105.
1912. VOGEL, Über die Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel, in: Z. wiss. Zool., Vol. 100, p. 210—244.

Allgemeines Verzeichnis der benutzten Literatur.

1892. v. ADELUNG, Beiträge zur Kenntnis des tibialen Hörapparates der Locustiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 54.

1885. AMANS, Comparaison des organes du vol. VI. Lépidoptères, in: Ann. Sc. nat. (6) Zool., Vol. 19, p. 128—146.
1824. AUDOUIN, Recherches anatomiques sur le thorax des animaux articulés et celui des Insectes hexapodes en particulier, *ibid.*, Vol. 1, p. 97—135 u. 416—432.
1909. BERLESE, Gli Insetti, Vol. 1, Mailand.
1832. BURMEISTER, Handbuch der Entomologie, Vol. 1, Berlin.
1894. CHILD, Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten etc., in: Z. wiss. Zool., Vol. 58.
1908. CRAMPTON, Ein Beitrag zur Homologie der Thorakal-Sklerite der Insekten, Diss., Berlin.
1909. FREILING, Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel, in: Z. wiss. Zool., Vol. 92.
1875. GRABER, Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Vol. 36.
1882. —, Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 20 u. 21.
1910. HAGEMANN, Beiträge zur Kenntnis von Corixa. II. Teil. Über ein neues stiftführendes Sinnesorgan, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Anat., p. 394—414.
1866. HENSEN, Über das Gehörorgan von Locusta, in: Z. wiss. Zool. Vol. 16.
1904. JANET, Observations sur les fourmis, Limoges.
1911. —, Sur l'existence d'un organe chordotonal et d'une vésicule pulsatile antennaire chez l'abeille etc., in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 152, p. 110.
1905. JAPHA, Über tonerzeugende Schmetterlinge, in: Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg, Vol. 46.
1827. KIRBY und SPENCE, Einleitung in die Entomologie, Stuttgart und Tübingen, Vol. 3, Brief 35, Brust und ihre Teile und Organe.
1883. KLEUKER, Über endoskelettale Bildungen bei Insekten, Diss., Göttingen.
1893. KOLBE, Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin.
1913. KRÜGER, Über das Stridulationsorgan und die Stridulationstöne der Nonne (*Lymantria monacha*), in: Zool. Anz., Vol. 41, p. 505—512.
1855. LEYDIG, Zum feineren Bau der Arthropoden, in: Arch. Anat. Physiol.
1884. LEE, Les organes chordotonaux des Diptères et la méthode du chlorure d'or, in: Rev. Zool. Suisse, Vol. 1.
1885. —, Les balanciers des Diptères, *ibid.*, Vol. 2.
1885. —, Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 23.

1883. LUKS, Über die Brustmuskulatur der Insekten, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 16.
1910. PETER, Über einen Schmetterling mit Schallapparat, *Endrosa* (*Setina*) *aurita* var. *ramosa*, in: Mitt. naturw. Ver. Neuvorpommern Rügen, Jg. 42.
1900. PETERSEN, Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (8), Vol. 9.
1912. PFLUGSTAEDT, Die Halteren der Dipteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 100, p. 1—60.
- 1881—1882. POLETAJEFF, Über die Flugmuskeln der Rhopaloceren, in: Arb. russ. entomol. Ges. St. Petersburg, Vol. 13 (russisch).
1905. RADL, Über das Gehör der Insekten, in: Biol. Ctrbl., Vol. 25.
1908. REGEN, Das tympanale Sinnesorgan von *Thamnotrizon apterus* FAB. ♂ als Gehörapparat experimentell nachgewiesen, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Vol. 117, Abt. 3.
1912. —, Experimentelle Untersuchungen über das Gehör von *Liogryllus campestris* L., in: Zool. Anz., Vol. 40, p. 305—316.
1911. SCHÖN, Bau und Entwicklung des tibialen Chordotonalorgans bei der Honigbiene und bei Ameisen, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Anat.
1906. SCHWABE, Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren, in: Zoologica.
1844. SIEBOLD, Über das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren, in: Arch. Naturg., Jg. 10.
1912. STOBBE, Die abdominalen Duftorgane der männlichen Sphingiden und Noctuiden, in: Zool. Jahrb., Vol. 32, Anat.
1911. VOGEL, Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel usw., in: Z. wiss. Zool., Vol. 98.
1888. VOM RATH, Über die Hautsinnesorgane der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 46.
1895. —, Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden, *ibid.*, Vol. 61.
1912. WEFELSCHIED, Über die Biologie und Anatomie von *Plea minutissima* LEACH, in: Zool. Jahrb., Vol. 32, Syst. (4. Teil. Sinnesorgane. a) das stiftführende Organ, p. 450—463).
1891. WEINLAND, Über die Schwinger der Dipteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 51.
-

Erklärung der Abbildungen.

a) Die Zeichen der anatomischen Figuren.

- a, b, c* Stücke der Lamelle, des Chitinplättchens, das Trommelfell und Gegentrommelfell voneinander abgrenzt.
- ä. C* äußerer schmaler Teil der Conjunctiva (*C*), der bereits in die Flügelgelenkhaut übergeht.
- B* Bügel, vorspringender Chitinfortsatz der Umrahmung des Trommelfells, gegen den der Nerv nach dem Eintritt in die Tympanalblase inseriert, um von hier aus als Chordotonalstrang zum Trommelfell zu streben.
- Bl* vermutliche Schallblase von *Endrosa* ♂, von dem Episternum gebildet.
- BL* bogenförmige Leiste, in Form einer Bogenbrücke mit beiden Enden der Wand der Gegen-Tympanalgruben (*GG*) aufliegend. Dient als vordere Angriffstelle für den dorsalen Längsmuskel des 1. abdominalen Segments.
- Br* Brücke, der schmale, mediane Teil des Metascutums, der dessen breitere seitlichen Partien (*Msc*) verbindet.
- C* Conjunctiva, Bindehaut, Fortsetzung der Flügelgelenkhaut (*FlG*) ins Innere der Tympanalgruben (*TG*), zieht als zartes Häutchen bis zum Trommelfell (*T*), von dem es durch die Epaulette (*E*) abgegrenzt ist.
- c. K* zentrale akzessorische Tympanalkammer.
- Cx* Coxa, Hüfte des Metathorax.
- d* in Fig. 6 ein etwas abgegrenzter Teil der Tympanalblase, unter dem Trommelfell gelegen.
- E* Epaulette, verstärkte Chitinleiste an der Grenze von Trommelfell (*T*) und Conjunctiva (*C*).
- Eg* äußerer, spaltförmiger Eingang zu den Gegen-Tympanalgruben.
- e. K* epimerale akzessorische Tympanalkammer.
- Em* Epimeron des Metathorax.
- Es* Episternum des Metathorax.
- F* Femur.
- FlG* Gelenkhaut des Hinterflügels.

GG Wand der Gegen-Tympanalgruben, die dorso-median gelegen, zum Gegentrommelfell (*GT*) führen.

GK Ganglienkette.

GT Gegentrommelfell, dorso-median vom echten Trommelfell (*T*) gelegen und nicht mit dem nervösen Endapparat in Verbindung stehend.

i. Gr innere thoraco-abdominale Grenzlinie [längs dem Innenrande des Metaphragma (*MtPh*) verlaufend].

L I u. *L II* „Flüggellamente“, am Saume Tracheen und Bluträume enthaltend, ziehen vom Mesoscutellum (*MsSl*) zur Vorderflügelbasis = *L I*, resp. vom Metascutellum (*Mtsc*) zur Hinterflügelbasis = *L II*. Meist eine vorspringende Falte, die ich dann auch als Ligamentfalte bezeichne.

m. L Muskelleiste, dient dem Muskel (*m. M*) zur Insertion.

m. M mittlerer Muskel der außenseits von der inneren Tympanalblasenwand (*TBl*) gelegenen Muskeln.

MPh Mesophragma, an der Grenze von Mesoscutellum (*MsSl*) und Metascutum (*Mtsc*) beginnend.

MS mediane Scheidewand beider Gegen-Tympanalgruben (*GG*).

MsSl Mesoscutellum.

MtPh Metaphragma, Fortsetzung des Hinterrandes des Metascutellums (*Mtsc*) ins Körperinnere.

Mtsc Metascutum.

MtSl Metascutellum.

Oes Ösophagus.

Pl I u. *Pl II* erstes, resp. zweites abdominales Pleuron.

pr. TD prästigmatischer Tympanaldeckel, vorspringende Hautfalte des 1. abdominalen Pleurons, die vor dem 1. abdominalen Stigma gelegen (das somit freiliegt), sich nach vorn über die Tympanalgrube vorwölbt. Vgl. auch *StD* = Stigmendeckel, das entsprechende Gebilde anderer Lepidopteren-Familien.

R Rinne an der Grenze von Tergum (*TG I*) und Pleuron (*Pl I*) des 1. abdominalen Ringes, führt nach vorn in den Eingang (*Eg*) der Gegen-Tympanalgruben (*GG*).

RL vordere Randleiste des 1. abdominalen Tergums (*Tg I*); grenzt vorn an den Hinterrand des Metascutellum (*MtSl*) und hinten an die Basis der bogenförmigen Leiste (*BL*).

SH stützendes Haftstück der Hüfte (*Cx*).

SpL Spannleiste.

St I u. *St II* erstes, resp. zweites abdominales Sternum.

StD Stigmendeckel oder poststigmatischer Tympanaldeckel, vorspringende Hautfalte des 1. abdominalen Pleurons, die sich immer über das 1. abdominale Stigma und meist, bei stärkerer Entwicklung, auch über die Tympanalgruben vorwölbt = dorsaler oder Sinneswulst DEGENER's. Vgl. auch prästigmatischer Tympanaldeckel (*pr. TD*) anderer Familien. Beides vermutliche Schallfänger.

T Trommelfell oder echtes Trommelfell, im Gegensatz zum Gegentrommelfell (*GT*) mit dem Chordotonalstrang in Verbindung stehend, der an seiner Mitte inseriert.

TBl Innenwand der Tympanalblase.

Tch Trachee, die in Verbindung mit der Tympanalblase steht.

Tg I u. *Tg II* erstes und zweites abdominales Tergum.

TG in Fig. 8 u. 9 die hintere, dem Abdomen angehörige Wand der Tympanalgrube, in Fig. 2 die vordere epimerale Einsenkung derselben.

TN Tympanalnerv.

Tr Trochanter, Schenkelring.

b) Die Zeichen der histologischen Figuren.

acc. ZK Kerne der akzessorischen Zellen.

Ax zum Stift verlaufender Achsenfaden durch Vereinigung der Fibrillen der Sinneszelle gebildet.

Bl Blutflüssigkeit, Hämolymphe.

BlW Innenwand der Tympanalblase.

Cu Cuticula.

d. Ax Achsenfaden der distalen Sinneszelle.

d. St distaler Stift.

d. SzK Kern der distalen Sinneszelle.

Dz Deckzelle.

DzK Deckzellenkern.

Epd epidermales Epithel (im Gegensatz zum trachealen).

EzK Zellenkern des epidermalen Epithels (*Epd*).

Flt Falte im trachealen Epithel (*TrEp*) des Trommelfelles der Puppe.

L Ligament, Aufhängeband des Chordotonalstranges.

Lc Leucocyten.

l. K lichtbrechende Körnchen.

N Tympanalnerv.

p. Ax Achsenfaden der proximalen Sinneszelle.

p. SzK Kern der proximalen Sinneszelle.

p. St proximaler Stift.

St Stift.

StzK Stützzellenkern.

SzK Sinneszellenkern.

T Trommelfell.

TrEp tracheales (Tracheen-)Epithel.

TrzK Zellenkern des Tracheenepithels.

Tafel 20.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Metathorax und der ersten beiden Abdominalsegmente von *Catocala fraxini*, nach der Entschuppung. 11:1.

Fig. 2. Gleichartiges Bild von *Phalera bucephala*. 13:1.

Fig. 3. Dsgl. von *Spilosoma menthastri*. 15:1.

Fig. 4. Dsgl. von *Lithosia lularella*. 21:1

Fig. 5. Die geschlossene linke Tympanalblase von *Catocala fraxini* nebst den umgebenden Chitinscleriten. 17 : 1.

Fig. 6. Das Innere der linken Tympanalblase von *Catocala fraxini*, nach Entfernung der Innenwand der Tympanalblase. 25 : 1.

Tafel 21.

Fig. 7. Rückansicht des Metathorax von *Spilosoma menthastris* nach partieller Entfernung des Abdomens, ein wenig von links gesehen. Links im Bilde ist das Abdomen vollständig entfernt. Rechts sind noch einige Partien des Abdomens mit eingezeichnet, die sich an der Bildung der Tympanalgruben beteiligen, in denen die Trommelfelle gelegen sind. Die Trommelfelle sind daher rechts nicht zu sehen. 17 : 1.

Fig. 8. Gleichartiges Bild von *Catocala fraxini*. 10 : 1.

Fig. 9. Dsgl. *Diloba caeruleocephala*. 17 : 1.

Fig. 10. Dsgl. *Plusia gamma*. 15 : 1.

In den Figg. 7—10 ist die Ausbildung der Gegen-Tympanalgruben (GG) in 4 aufeinanderfolgenden Stufen dargestellt.

Fig. 11. Außenansicht und Umgebung des rechten Trommelfelles I von *Catocala*; Trockenpräparat und Zeichnung von Herrn Prof. v. KENNEL. ca. 12 : 1.

Fig. 12. Desgleichen die Innenansicht des linken Trommelfelles vom gleichen Tiere.

Tafel 22.

Fig. 13. Gleichartiges Bild wie Fig. 1, von *Nola cuculatella*, nach einem getrockneten Exemplar. 30 : 1.

Fig. 14. Wie Fig. 13, aber mit dem Schuppenkleide gezeichnet.

Fig. 15. Wie Fig. 13, von *Orgyia antiqua* ♂.

Fig. 16. Rückansicht des Metathorax von *Endrosa aurita* v. *ramosa*, links ♀, rechts ♂, nach Entfernung des Abdomens.

Fig. 17. Das Innere der Tympanalblase von *Spilosoma menthastris* bei durchfallendem Lichte. 26 : 1.

Fig. 18. Trommelfell und Nervenendigung von *Diloba caeruleocephala*, von innen, bei durchfallendem Lichte. 26 : 1.

Fig. 19. Metathorax mit dazugehörigen 2 Gegentrommelfellen und einem echten Trommelfell, nach Entfernung des Mesothorax, von vorn gesehen. Von *Alypia octomaculata* (Agaristide) nach einem Präparat des getrockneten Tieres. 14 : 1.

Fig. 20. Totalpräparat des Chordotonalstranges von *Mamestra brassicae*. Imago. Fix. FLEMMING, Färb. Safranin. 600 : 1.

Fig. 21. Desgleichen von *Plusia chrysitis*. Fix. Form. 10 $\frac{1}{10}$, Färb. Safranin.

Fig. 22. Chordotonalstrang eines mit Methylenblau injizierten Expl. von *Arctinia caesarca* (*luctifera*). Fix. Molybdäns. Ammon. 600 : 1.

Fig. 23. Desgleichen von *Acronycta alni*.

Tafel 23.

Fig. 24. Totalpräparat des Chordotonalstranges von *Earias vernana*. Fix. FLEMMING, Färb. Safranin. 600 : 1.

Fig. 25. Dsgl. von *Phalera bucephala*. Fix. Sublimat-Alkohol. Färb. Safranin.

Fig. 26. Dsgl. Fix. FLEMMING. Färb. Safranin.

Fig. 27. Dsgl. von *Lithosia lutarella*. Fix. Form. 4%₀. Färb. Safranin.

Fig. 28. Dsgl. von *Hypoerita jacobaeae*. Fix. HERMANN. Färb. Safranin.

Fig. 29. Dsgl. von *Callimorpha dominula*. Fix. Form. 10%₀. Färb. Eisenhämatoxylin.

Fig. 30. Totalpräparat des Chordotonalstranges von *Callimorpha dominula*, Puppe. Fix. Form. 10%₀. Färb. Safranin. Differenz. Alkohol + Salzsäure. 600 : 1.

Fig. 31. Dsgl. jüngeres Puppenstadium.

Fig. 32. Wie Fig. 30, von *Panolis griseovariegata* (*piniperda*). Fix. Form. 10%₀. Färb. Eisenhämatoxylin.

Fig. 33. Dsgl. von *Dasychira fascelina*. Fix. Form. 10%₀. Färb. Safranin. Differenz. Alkohol + Salzsäure.

Tafel 24.

Fig. 34. Imago. Ausgesuchte Querschnitte einer 4 μ -Serie des Chordotonalstranges der Imago von *Callimorpha dominula*, begonnen mit Schnitt 1 durch die Insertion des Stranges am Trommelfell. In Schnitt 1, 13 und 35 sind Stücke des mitgeschnittenen Trommelfelles mit eingezeichnet. Fix. Sublimat-Alkohol. Färb. Eisenhämatoxylin. 800 : 1.

Fig. 35. Puppe. Eine gleichartige 3 μ -Schnittserie durch den Chordotonalstrang der Puppe von *Callimorpha dominula*. In Schnitt 1 und Schnitt 39 sind gleichfalls Partien des Trommelfelles (T) mit wiedergegeben sowie der anliegenden Innenwand der Tympanalblase (BlW). Fix. Sublimat-Alkohol. Färb. Eisenhämatoxylin. 800 : 1.

Fig. 36. Frühzeitige Anlage der Tympanalblase und des Trommelfelles von *Callimorpha* im Puppenstadium, Querschnitt. Fix. Form. 10%₀. Färb. Parakarmin. 155 : 1.

Fig. 37. Weiter vorgeschrittenes Stadium der Trommelfellentwicklung, Querschnitt. Fix. Sublimat-Alkohol. Färb. Eisenhämatoxylin. 165 : 1.

Fig. 38. Partie aus Fig. 37 bei stärkerer Vergrößerung. 600 : 1.

Fig. 39. Querschnitt durch eine Partie des noch weiter in der Entwicklung vorgeschrittenen Trommelfelles, bei gleicher Vergrößerung 600 : 1 und gleicher technischer Behandlung.

Fig. 40. Schnitt durch das Trommelfell der Imago von *Callimorpha*. Fix. Sublimat-Alkohol. Färb. Eisenhämatoxylin. 165 : 1. (Derselbe Schnitt, von dem in Fig. 34, Schnitt 35, eine Partie bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben ist.)

Fig. 41. Schnitt durch das Trommelfell der Imago von *Diloba*. Fix. Form. 10⁰/₀. Färb. Pikrokarm. 165 : 1.

Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht vorbehalten..

Die Entwicklung des Flügelgeäders bei *Phyllodromia (Blatta) germanica* L.

Von

H. Beck.

Mit Tafel 25 und 25 Abbildungen im Text.

Einleitung.

In seiner Arbeit über die Theorie des Flügelgeäders der Insecten-Ordnungen erwähnt ADOLPH (1), daß GOUREAU 1843 im Insectenflügel feine Längs- und Querstreifen beobachtete und als Erster diese Längsstreifen, die den Nerven parallel laufen, mit den Entwicklungsverhältnissen der Flügeltracheen in Verbindung brachte.

Die Untersuchungen, die ADOLPH im Anschluß an diese Beobachtungen unternahm, führten ihn zu dem Schluß, daß die Entwicklung des Tracheensystems auf die Ausbildung des Flügelgeäders bestimmend einwirkt; allerdings will er diese Theorie nur für die konkaven Adern gelten lassen, bei denen er die Trachee als primäres Gebilde ansieht, dem die rohrbildende Absonderung sich als etwas Sekundäres hinzugesellt. Im Gegensatz hierzu faßt er bei den konvexen Adern die Chitinisierung des Aderrohres als die primäre, die Trachee dagegen als die sekundäre Bildung auf.

Wenn BRAUER u. REDTENBACHER (2) im wesentlichen auch mit ADOLPH's Meinung übereinstimmen, so wenden sie sich doch gegen seine Auffassung über die verschiedenen Entstehungsarten der konkaven und konvexen Adern und erbringen den Beweis für ihre Ansicht durch die Untersuchungen an den Nymphen der Aeschniden.

bei denen der Sector medius und der Sector brevis, erstere eine konkave, letztere eine konvexe Ader, durch die Gabelung einer Trachee entstehen, die im imaginalen Flügel verschwindet.

Mit allem Nachdruck verfechten BRAUER u. REDTENBACHER die Ansicht, „daß die Homologie zweier Flügeladern entfernt stehender Insecten nur aus der Entwicklung des Geäders, niemals aber aus dem fertigen Flügel zu beweisen ist“.

Die Verhältnisse der Tracheenentwicklung, die für die Ausbildung der Adern im fertigen Flügel von entscheidender Bedeutung sind, lassen sich, wie das obige Beispiel der Odonaten beweist, also nur im Nymphenstadium feststellen, während sie im imaginalen Flügel, in dem die Bildung der cuticularen Flügeladern beginnt, die Tracheen häufig verschwinden und der Flügel wächst und sich faltet, nicht mehr nachzuweisen sind.

Auch bei metabolen Insecten beobachteten BRAUER u. REDTENBACHER die große Ähnlichkeit der Flügelrippen mit den Verästelungen von Tracheen, und es gelang ihnen, „dieselben zum Teil aus einem Tracheensystem sichtbar hervorzuleiten“; sie stimmen darin mit LANDOIS' (3) Befunden überein: „Beim Abstreifen der Haut zur Puppe haben die fein geknäuelten Tracheen bereits genau die Lage, welche die späteren Flügelrippen des Schmetterlinges bilden, natürlich in verjüngter Form“. SPULER (4) bestätigt diese Angaben; nach ihm sind die großen Tracheenstämme, die als Erstes der endgültigen Flügeladern angelegt werden, bereits bei der Abstreifung der Raupenhaut sichtbar.

Nach SPULER haben COMSTOCK u. NEEDHAM (5) die Untersuchungen über die Flügeladern wieder aufgenommen; ihre Absicht ging hauptsächlich dahin, die Homologie derselben in den verschiedenen Insecten-Ordnungen festzulegen, und zwar auf Grund von Beobachtungen und Vergleichen zwischen Tracheen der Larven und dem Flügelgeäder der Imago.

Es kam ihnen darauf an, festzustellen, ob sich in dem Flügelgeäder aller Insecten gewisse immer wiederkehrende Züge finden, aus denen sich Schlüsse auf die Adern des Ur-Insectenflügels ziehen lassen, und auf Grund ihres Materials glauben sie, daß das von ihnen aufgestellte Schema eines hypothetischen Flügels (s. Fig. A) mit nur verhältnismäßig wenigen Adern eben diesen Ur-Typus darstellt oder ihm zumindest sehr nahe kommt; sie stellen sich mit dieser Auffassung in Gegensatz zu REDTENBACHER (6) und anderen Autoren, die annahmen, daß der Urflügel zahlreiche Adern hatte.

Es gelingt ihnen aber, für eine Reihe von Insecten nachzuweisen, daß teils durch Aufspaltung, teils durch Verschmelzung der Tracheen sich das Flügelgeäder von diesem ihrem Schema ableiten läßt. Hat eine starke Umbildung der Flügel selbst stattgefunden, so treten allerdings so starke Modifikationen ein, daß sich die typischen Verzweigungen der Adern nicht mehr erkennen lassen. (Einzelne Hymenopteren und Coleopteren.)

Auch bei Trichopteren ist es COMSTOCK u. NEEDHAM nicht gelungen, den Zusammenhang des Flügelgeäders mit den Tracheen in den vorhergehenden Larven- bzw. Puppenstadien nachzuweisen, da sich, obgleich die Flügeladern sehr zahlreich sind, gewöhnlich nur 2 oder 3 Haupttracheenstämme finden, die unter Umständen sogar in ihrer Lage mit den Adern nicht übereinstimmen. So ist es auch bei zahlreichen Hymenopteren und Coleopteren, bei denen häufig zuerst das Flügelgeäder in den Puppenflügeln auftritt, in das sekundär die Tracheen hineinwachsen.

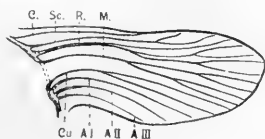


Fig. A.

Hypothetischer Flügel nach Comstock.

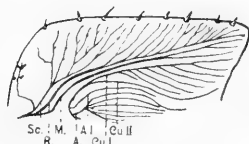


Fig. B.

Schabe nach Comstock.

Anders ist es bei den niederen Insecten, denen ein Puppenstadium fehlt. Das Flügelgeäder dieser Insecten näherte sich dem hypothetischen Flügel Comstock's am meisten; es deckt sich der Verlauf der Tracheen und Adern vollständig, und auch die Lage der Tracheen in dem Nymphenstadium der Schaben, das COMSTOCK abbildet (s. Fig. B), läßt im großen und ganzen eine Übereinstimmung mit einem Imaginalflügel der *Blatta germanica* erkennen.

Bau des fertigen Flügels.

5 Hauptlängsadern entspringen an der Insertionsstelle des Vorderflügels; sie sind alle von Tracheen durchzogen, verlaufen zunächst dicht nebeneinander, ehe sie sich, von der Basis des Flügels etwas entfernt, im Flügelfelde ausbreiten. Es sind dies:

- | | |
|-------------------|-------------------|
| I. Subcosta = Sc. | IV. Cubitus = Cu. |
| II. Radius = R. | V. Analader = A. |
| III. Media = M. | |

mit ihren Nebenzweigen, deren Lage und Zahl die Form des Flügels im wesentlichen bestimmen (s. Taf. 25 Fig. 1). Im Vorderflügel der *Blatta germanica* finden sich keine falschen Adern (Venae spuriae), die sich vom distalen Rande des Flügels bis zur Mitte erstrecken und die nicht von Tracheen gestützt werden, wie sie in vielen Insectenflügeln vorkommen. Dagegen sind Queradern ausgebildet, die zwischen den Hauptlängsadern und deren Nebenadern verlaufen. Besonders zahlreich sind diese in dem von der Media und deren Seitenzweigen durchzogenen Felde; sie geben dem Flügel eine größere Festigkeit. Ganz feine Tracheenzweiglein finden sich in einzelnen von ihnen.

Die 5 Hauptadern sind an der Basis stark chitinisiert und erheben sich deutlich über die Oberfläche des Flügels, zum distalen Rande desselben verzweigen sie sich.

I. Die Subcosta ist die erste im Spreitenteil verlaufende Ader, sie ist kurz und kräftig und erreicht den vorderen Rand vor ein Drittel Länge des Flügels. Die Trachee folgt ihr bis zum Rande und verläuft häufig noch ein Stück in dem dem Flügelrande folgenden Sinus. Ziemlich regelmäßig zweigen 3 Nebenäste von der subcostalen Trachee ab, ein verzweigter, kurzer, schwacher nächst der Basis, dann ein etwas kräftigerer und ein dritter, der stärkste, der im Randsinus des Flügels verläuft und fast die Länge der Haupttrachee erreicht (s. S. 403). Nur über dieser letzten der 3 Seitenzweige der Subcosta-Tracheen verläuft eine Ader. Alle drei durchziehen das Marginalfeld des Flügels, das von dem vorderen Rande und der Subcosta umschlossen wird. Es finden sich bei *Blatta germanica* niemals sekundäre Zweige an der hinteren Seite der Subcosta, SPULER erwähnt auch die vorderen nicht, während BRUNNER (7) sie gesehen hat und abbildet.

II. Der Radius, der sich fast gerade bis zur Spitze des Flügels erstreckt, ist die kräftigste Ader; er gabelt sich in ungefähr zwei Drittel seiner Länge; der hintere Ast, Radius sector, stützt die Flügelspitze; er kann einfach oder bis zu dreimal gegabelt sein. eine Beobachtung, die im Gegensatz zu SPULER steht, der diesen Ast stets ungeteilt bis zum Rande verlaufen sah.

Der vordere radiale Ast verzweigt sich an der Spitze unregelmäßig ein oder mehrere Male. Zum vorderen Rande des Flügels gibt der Radius in seinem ganzen Verlauf eine nicht feststehende Zahl von Zweigen ab, die teils wieder gegabelt sind; bei den untersuchten Tieren schwankte diese Zahl zwischen 14 und 21; sie hängt von der Zahl der akzessorischen Tracheen ab, ein Beweis, daß in

diesem Falle die Tracheen einen gewissen Einfluß auf die Bildung der Flügeladern ausüben.

Der erste dieser Nebenäste, der der Basis des Radius am meisten genähert entspringt, ist länger als die übrigen. Er verläuft eine Strecke parallel zum Radius, gabelt sich vor dem Flügelrande meist zweimal und kann diesen in der Höhe der Subcostaspitze erreichen; bei anderen Tieren verläuft er bis fast zur Mitte des vorderen Flügelrandes. Auf ihn folgen 6 bis 12 Äste, die, von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen, stets ungeteilt sind; dann folgt ein Ast mit 1 bis 4 zum vorderen Rande verlaufenden Nebenästen; er zweigt erst nach der Gabelung des Radius und Radius Sector ab. Die folgenden akzessorischen Adern der Radiusspitze sind vielfach gegabelt, ohne daß ein feststehendes Prinzip der Gabelung zu erkennen wäre.

Das Radialfeld liegt zwischen dem Vorderrande des Flügels und dem Radius und bildet im Vorderflügel bei *Blatta* ungefähr ein Drittel der Flügelfläche.

III. Die dritte Hauptader ist die Media; sie ist an der Basis nicht so stark chitiniert wie der Radius, dicht neben dem sie zunächst verläuft, bis zu der Stelle, an der dessen erste Nebenader sich abzweigt; von hier an entfernt sie sich in ihrem Verlauf etwas von dieser Ader und erreicht zu ihr parallel die Flügelspitze.

Eine verschiedene Zahl von Ästen (2 bis 4) zweigen sich an der hinteren Seite der Media ab und verlaufen zum hinteren Flügelrande, und zwar entweder ungegabelt, oder aber sie wiederholen die Verästelung, so daß bis zu 7 Adern den Rand erreichen können. Wie bei dem Radius so richtet sich die Zahl dieser medianen Äste der Adern nach der Zahl der Tracheenverästelungen.

Die Media ist von SPULER als III, von BRUNNER als Vena internomedia oder Vena ulnaris anterior bezeichnet.

IV. Der Cubitus, die vierte Hauptader, zweigt an der hinteren Insertionsstelle des Flügels ab und gabelt sich sofort. Der vordere Ast, Cubitus I, folgt in seinem Verlaufe der Media und ihren Nebenzweigen; er ist einfach oder dichotomisch gegabelt. Diese Zweige verlaufen in den hinteren Rand des Flügels; es kommt vor, daß ihre Spitzen zusammenfließen. 2 bis 3 verkümmerte Äste werden vom Cubitus I nach hinten abgegeben, für deren Entwicklung kein Platz ist, da Cubitus I und II sich am Flügelrande stark nähern.

Der hintere Gabelast Cubitus II erreicht in leicht gebogener

Linie den hinteren Flügelrand vor der Mitte des Flügels und trennt so den Spreitenteil des Flügels vom Faltenteile.

Die dieser Ader folgende Trachee ist die einzige des *Blatta*-Flügels, die nicht genau dem Aderverlauf folgt, sondern außerhalb derselben liegt; sie verläuft im Flügelrande des Spreitenteiles bis zur Höhe der Abzweigung des Radius Sector.

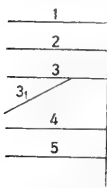
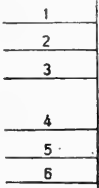
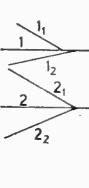
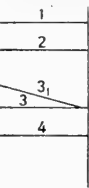
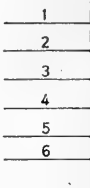
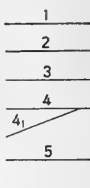
BRUNNER	BRUNNER	HAGEN	REDTENBACHER	SPULER	COMSTOCK
					
Elytra	Alae				
1 Mediastina	1 Mediastina	1 ₁ Subcosta	1 II	1 I	1 Subcosta
2 Scapularis	2 Radialis	1 Mediana	2 III	2 II	2 Radius
3 Vena interno media 3 ₁ Vena externo media	3 Vena ulnaris anterior oder Media	1 ₂ Zweig der Mediana	3 ₁ V 3 VII	3 III	3 Media
4 Anales	4 Vena ulnaris posterior od. Inframed.	2 ₁ Zweig der Submediana 2 Submed.	4 VIII	4 IV	4 Cubitus I 4 ₁ Cubitus II
5 Axillares	5 Dividens	2 ₂ Postcosta		5 V	5 Analis
	6 Axillares			6 VI	

Fig. C. Bezeichnung der Flügeladern.

BRUNNER (s. Fig. C) bezeichnet den Cubitus I als Vena externo-media oder Vena ulnaris posterior, den Cubitus II als Vena dividens oder analis; nach ihm sind die Adern zwischen Media und der Vena dividens, d. h. dem Cubitus II, sekundärer Natur, Nebenadern der Media. Offenbar hat BRUNNER seine Beobachtungen nur an den Flügeladern ausgeführt, bei denen gerade an der Basis die Verhältnisse sehr schwer feststellbar sind, da die Adern dicht neben-, fast übereinander verlaufen. Eine klare Übersicht bietet sich erst durch das Studium der Tracheen, aus dem deutlich hervorgeht, daß BRUNNER'S Auffassung von den Adern des Vorderflügels sowohl als auch denen des Hinterflügels irrtümlich ist, d. h.: Cubitus II ist kein Ast der Media, sondern gehört dem vierten

Hauptstämme der Flügeladern an, der sich an der Basis des Flügels gabelt.

Auch SPULER scheint die Hauptstämme nicht bis zu ihrer Basis verfolgt und die Tracheenentwicklung nicht berücksichtigt zu haben, denn nach seinen Angaben finden sich im *Blatta*-Flügel nicht 5, sondern 6 Hauptstämme; I entspricht der Subcosta, II dem Radius, III der Media, IV dem Cubitus I, V dem Cubitus II und VI der Analis, während in Wirklichkeit IV und V einem gemeinsamen, sich an der Basis gabelnden Stamme entspringen. Offenbar haben ihn seine Beobachtungen an Plecopteren und Trichopteren irre geleitet, da ihm bei Papilioniden der wahre Zusammenhang, auf den auch HAASE (8) hingewiesen hat, nicht entgangen ist.

Der Cubitus II begrenzt das Analfeld, das im Vorderflügel der *Blatta germanica* ungefähr ein Fünftel der Flügelfläche einnimmt. Es wird von mehreren kurzen Adern durchzogen, die einander parallel verlaufen und deren Lage durch den Tracheenverlauf bedingt wird. Ihre Zahl schwankt zwischen 6 und 7, sie sind bis auf die zweite und dritte, bei denen gelegentlich eine Gabelung vor der Spitze beobachtet wurde, einfach in ihrem Verlaufe.

Bei *Blatta* ist der Ursprung der ersten Analader verschieden, in den weitaus häufigsten Fällen ist sie ein hinterer Zweig des Cubitus II (s. Fig. D), von dem sie sich noch vor seiner Gabelung abspaltet; in seltneren Fällen ist diese Analader ein vorderer Zweig des Analstammes vor seiner Gabelung wie in der Fig. 1, Taf. 25. Ob es daher gerechtfertigt ist, diese Ader, wie COMSTOCK es getan hat, dessen Benennung der Adern in der vorliegenden Arbeit beibehalten wurde, als erste Analader anzusehen, erscheint zweifelhaft; es wird hierauf später noch zurückzukommen sein (S. 385, 405).

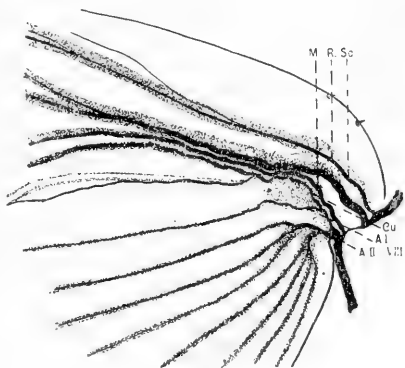


Fig. D.
Verzweigung des Analstammes.
Vorderflügel.

Die Analis II—VII bzw. VIII entspringen alle einem gemeinsamen, dem 5. Hauptstamme, der sich in einen stärkeren vorderen und einen schwächeren hinteren Ast gabelt; dem vorderen gehören

die Analader II—IV an, dem hinteren die übrigen Adern (s. Fig. D). Es kommen aber auch vielfach Modifikationen vor, so eine Dreiteilung des Analstammes. Daß dieser tatsächlich ein den übrigen 4 Stämmen gleichwertiger Hauptstamm ist, wird sich erst aus der Betrachtung der Tracheenentwicklung ergeben; im imaginalen Flügel erscheint er eher als cubitaler Nebenast.

Der Hinterflügel (Taf. 25 Fig. 3) der *Blatta germanica* macht auf den ersten Blick den Eindruck, als wäre er ganz anders gebaut als der Vorderflügel. Er ist kürzer, aber bedeutend breiter; durch einen Vergleich der Adern und Tracheen, besonders wenn, wie weiter unten gezeigt werden soll, deren Entwicklung in Betracht gezogen wird, läßt sich aber leicht die Analogie des Aufbaues beider feststellen.

Wenn im Vorderflügel der Spreitenteil bedeutend größer war als der Faltenteil, so liegen im Hinterflügel die Verhältnisse gerade umgekehrt. Das marginale, radiale und mediale Feld zusammen bilden nur einen schmalen Streifen, den Spreitenteil, der nicht gefaltet werden kann.

Das Analfeld ist breit, in der Ruhe fächerförmig gefaltet, von einer großen Anzahl echter und falscher Adern (*Venae spuriae*) durchzogen. Mit dem Metanotum ist es durch eine feine Membran verbunden. Die Grenze zwischen Spreiten- und Faltenteil wird nicht wie im Vorderflügel durch den Cubitus II gebildet, sondern durch einen Sinus, der besonders am apicalen Rande des Flügels deutlich sichtbar ist.

Auch im Hinterflügel sind 5 getrennte Hauptaderstämme; eine Umbildung der Adern findet nur insofern statt, als die Nebenadern modifiziert sind.

I. Die Subcosta ist etwas länger als im Vorderflügel, sie folgt dem Flügelrande bis zur ungefähren Hälfte der Flügellänge; sie ist gegabelt oder ungegabelt; wie bei den Elytren finden sich fast regelmäßig zwei vordere Seitentracheen, über der vorderen ist eine Ader sichtbar; die Tracheen folgen der Subcosta fast parallel, da das Marginalfeld sehr eingengt ist und sie zu ihrer Ausbreitung keinen Platz finden.

II. Der Radius verläuft in fast gerader Richtung von der Flügelbasis zur Spitze; es findet sich der gegabelte oder ungegabelte Radius Sector und die kammartigen Nebenadern, die zum Vorderande verlaufen und kürzer als im Vorderflügel sind.

Die erste dieser Adern gabelt sich stets vor der Spitze. Mit dem Radius ist sie durch Queradern verbunden, ebenso die anderen Nebenadern, im Gegensatz zum Vorderflügel, in dem deutlich sichtbare Queradern nur zwischen den unmittelbar an der Flügelspitze liegenden Nebenadern vorhanden sind.

III. Die dritte, hier verhältnismäßig zarte Ader ist die Media; sie verläuft parallel dem Radius zum apicalen Flügelrande und kann wie im Vorderflügel dichotomisch gegabelt sein und nach hinten einen nicht weit von der Basis entspringenden Zweig abgeben oder ungegabelt bis zur Spitze bleiben, ein Verhalten, über das an anderer Stelle noch zu sprechen sein wird (s. S. 404) (s. Taf. 25 Fig. 2 u. 3).

IV. Auf die Media folgt der an der Flügelbasis sich spaltende Cubitus. Beide Aste, Cubitus I und II, durchziehen den Flügel neben der Media in gerader Richtung; ihre Spitzen nähern sich einander. Dicht neben dem Cubitus II verläuft der bereits erwähnte Sinus, der Spreiten- und Faltenteil des Flügels scheidet.

Das breite Analfeld (s. Fig. E) des Hinterflügels wird durch die zahlreichen Analadern, die alle von Tracheen durchzogen sind, gestützt. Der Analhauptstamm ist kräftiger als der des Vorderflügels; er sondert sich in zwei Gruppen, in eine vordere, die allmählich von einem Basalstück 5—6 oder 7 Adern absplattet, und in eine hintere, die ein Büschel von Adern ausstrahlt, deren Zahl unregelmäßig 5—6 beträgt.

Am Grunde des Analstammes oder noch weit häufiger als im Vorderflügel vom Cubitusstamme vor seiner Gabelung zweigt die Analis I ab, die besonders im Hinterflügel stark reduziert ist. Als Ader ist sie schwer zu erkennen, erst die Betrachtung der Tracheen ergibt klar ihren Ursprung. Den Flügelrand erreicht sie nicht, denn sie ist nur so lang wie die Subcosta (s. S. 383, 405).

Die Analis II ist stets ungeteilt, während die Analis III sich fast immer ein- bis zweimal verzweigt. Alle übrigen Analadern sind einfach.

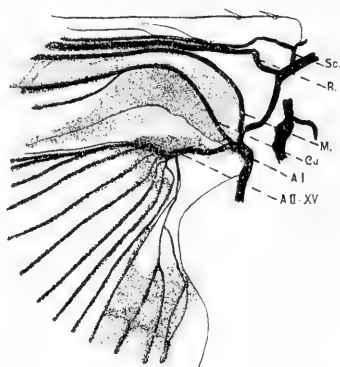


Fig. E.

Verzweigung des Analstammes im Hinterflügel.

Vom Flügelrande her schieben sich zwischen diese Adern sekundär entstandene falsche Adern, die von Tracheen nicht durchzogen werden und daher mit den echten Adern und ihrer Entwicklung nichts zu tun haben. Sie verlieren sich in der Mitte der Flügelfläche. Im Ruhestadium, wenn der Flügel eingefaltet ist, bilden sie die Furche, die Analadern die Kante.

Zahlreiche Queradern, in denen kleine Tracheenverzweigungen jedoch nicht gefunden wurden, verbinden die einzelnen Analadern untereinander und geben so dem Flügel eine größere Festigkeit.

So unähnlich sich also Vorder- und Hinterflügel bei oberflächlicher Betrachtung auch sehen mögen, im Grunde weisen sie doch dieselbe Organisation auf. Hier wie da 5 Hauptstämme, deren Verlauf in den Grundzügen derselbe ist, hier wie da Nebenadern, deren Zahl zwar schwankend ist, die im wesentlichen aber doch übereinstimmen, alle Längsadern von Tracheen durchzogen.

Entwicklung der Tracheen.

Die vorliegende Arbeit soll nun, da derartige Untersuchungen bisher fehlen, eine vollständige Darstellung der Flügel-Tracheenentwicklung im nachembryonalen Leben der *Blatta germanica* geben. Wie LANDOIS (3), PANCRITUS (9), REHBERG (10) für *Phyllodroma germanica*, KRÜGER (11) und andere an verschiedenen Insecten nachgewiesen haben, entstehen die großen Tracheenstämme durch Wachstum aus den an die Flügelanlage herantretenden Tracheenknäueln, die sich strecken.

Verlassen die jungen *Blatta*-Larven den Kokon, so ist im Meso- und Metathorax das Flügeltracheensystem bereits sichtbar, allerdings noch nicht in der entwickelten Form, wie es für den imaginalen Flügel beschrieben wurde. Die 5 Hauptstämme sind entwickelt, es fehlen fast alle Nebentracheen, dagegen sind die ersten 3 Haupttracheen Subcosta, Radius und Media an der Spitze bereits dichotomisch gegabelt (s. Fig. F).

4 Hauptstämme entspringen in ungefähr gleichen Zwischenräumen von einem, wie es zunächst scheint, gemeinsamen Tracheenstamme (S. 393). Der Winkel, in dem sie zu ihm stehen, wird von der Subcosta ausgehend immer spitzer. Der 5. Hauptstamm, die Analis, erscheint schon in diesem frühen Stadium als Nebenzweig des Cubitus, ohne es ihrem Ursprunge nach zu sein, wie sich aus späteren Bildern ergeben wird (S. 384 u. 395). Alle Tracheen haben

im wesentlichen die Lage, die sie im fertigen Flügel einnehmen, auch stehen sie bereits im gleichen Verhältnis zueinander wie im imaginalen Stadium. Die Subcosta ist die kürzeste Trachee, die mit ihren beiden Spitzen auf den Marginalrand des Meso- bzw. Metathorax zuwächst (S. 402). Radius und Radius Sector dicht nebeneinander, ja teils sich kreuzend, wachsen zur Spitze des Thorax, die Media, die auch dichotomisch gegabelt ist, folgt dem Verlauf des Radius, ebenso der Cubitus II, denn als solcher muß die nun folgende Trachee gedeutet werden, wie sich aus dem Vergleich mit späteren Larvenstadien ergeben wird (s. S. 388, 404). Es folgt eine kurze Trachee, der Analstamm, von dem sich erst in späteren

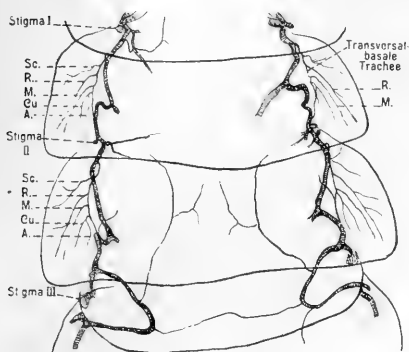


Fig. F. 1. Larvenstadium.

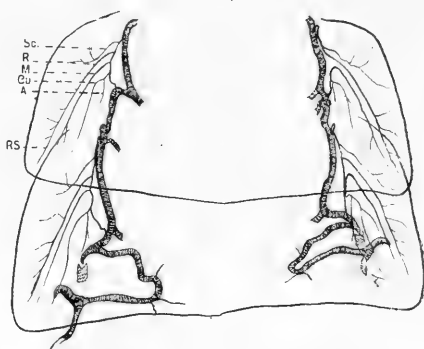


Fig. G. 2. Larvenstadium.

Stadien die Analtracheen abspalten, ebenso wie die akzessorischen Tracheen der Subcosta, Media und des Cubitus. Nur der Radius macht eine Ausnahme, indem im ersten Larvenstadium schon ein oder mehrere Nebentracheen nachweisbar sind, die auf den marginalen thoracalen Rand zuwachsen. Er, wie auch die radiale Flügelader, ist am kräftigsten entwickelt und bleibt es auch durch alle Larvenstadien hindurch.

Die Media ist fast so lang wie der Radius, auch ihre Spitzenverzweigung gabelt sich noch nicht deutlich, denn beide Zweige verlaufen wie Radius und Radius Sector dicht nebeneinander.

Cubitus II und Analis, letztere bedeutend kürzer, verlaufen mehr oder weniger gerade zum Hinterrande des Thorax.

Die Anlage der Tracheen in Meso- und Metathorax ist die gleiche, sie lassen sich im ersten Larvenstadium nicht unterscheiden.

es sei denn, daß die Gabelung der Media im Metathorax seltener auftritt (s. S. 404).

Auch im zweiten Larvenstadium (Fig. G) weichen die Anlagen der Adern im Vorder- und Hinterflügel nicht voneinander ab, dagegen ist insofern eine Veränderung eingetreten, als die Haupttracheen im Verhältnis zum Thorax stärker gewachsen sind, so daß Radius, Media und Cubitus II fast den Rand erreichen.

Die Tracheen verlaufen parallel, in ihrer Lage zueinander hat sich fast nichts geändert (s. Fig. G).

Es ist eine größere Zahl von Nebentracheen ausgebildet; die gegabelte Subcosta weist regelmäßig eine auf, die kurz vor der Gabelung entspringt, oft auch schon zwei, die dicht hintereinander liegen oder an der Basis zusammengefloßen sind; bei einzelnen Tieren ist auch schon eine dritte vorhanden, deren Ursprung nahe der Basis der Subcosta zu suchen ist, bei anderen fehlt sie noch. Diese 3 Tracheenzweige wurden schon bei Besprechung der Subcosta im Flügel der Imago erwähnt (s. S. 380). Erkennbare Adern, die diesen Tracheen folgen, fehlen dort.

Was die Tracheenzweige des Radius betrifft, so ist ihre Zahl schon in diesem frühen Stadium sehr schwankend, bis zu 5 wurden beobachtet, die dem zweiten Drittel der Radiuslänge angehören.

Ebenso wie die Subcosta und der Radius ist auch die Media in bezug auf die Nebentracheen nicht konstant in ihrem Verhalten: während meist noch keine hinteren Tracheenzweige gefunden werden, kommen doch vereinzelt Fälle vor, in denen ein oder mehrere ausgebildet sind, dies ist besonders im Mesothorax der Fall.

Der Cubitus II ist in seinem Verlauf etwas verändert; dadurch, daß die oft schon im Larvenstadium auftretende Gabelung der Media sich auseinanderspreizt, wird die cubitale Tracheenspitze nach hinten gedrängt, so daß der Verlauf anfängt, das Aussehen eines S anzunehmen, was im Laufe der späteren Entwicklungsstadien noch schärfer ausgeprägt wird. Mit dem Auftreten der Mediagabelung im Mesothorax trägt dies dazu bei, daß die Flügeltracheen des Meso- und Metathorax allmählich anfangen sich zu differenzieren.

Auf der Vorderseite des Cubitus II tritt häufig schon ein kleiner sproß auf, der Cubitus I, wie die folgenden Stadien ergeben werden (s. S. 387 u. 404).

Die Analtrachee gabelt sich in zwei Äste, der vordere dieser Äste wiederholt meist nur im Metathorax dieses Verhalten manchmal.

Merkwürdig ist, daß die Entwicklung der Seitentracheen scheinbar ganz willkürlich erfolgt: während sie im Mesothorax noch fast ganz fehlen, können sie im Metathorax schon recht zahlreich sein, und umgekehrt, dies gilt in gleicher Weise für die radialen, wie für die medialen und cubitalen. Dieselbe Unstimmigkeit in der Ausbildung findet sich auch bei Vergleichung der rechten und linken Seite des Meso- bzw. Metathorax und bleibt auch in allen folgenden Larvenstadien bestehen.

Die Zahl der Nebentracheen des Radius (4—9) und der Media des Mesothorax vermehrt sich im dritten Larvenstadium (s. Fig. H), die radialen neigen dazu, sich teilweise zu gabeln. Im Metathorax werden, wenn überhaupt, nie mehr als zwei mediale Zweige ausgebildet, von denen der distale sich unter Umständen noch einmal gabelt.

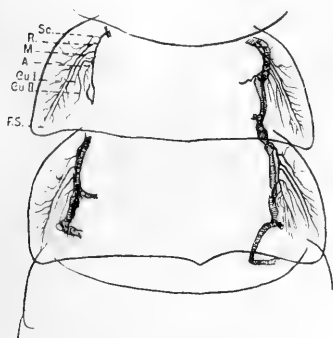


Fig. H. 3. Larvenstadium.

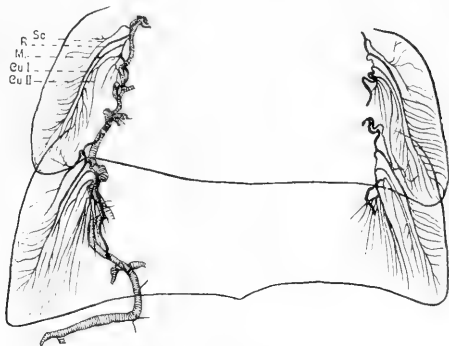


Fig. J. 4. Larvenstadium.

Die Subcosta weist die schon aus dem vorhergehenden Stadium bekannten 3 Zweige auf, der Cubitus I ist verhältnismäßig stark gewachsen und erreicht im Metathorax die Länge des Cubitus II, falls keine medialen Zweige vorhanden sind.

Bei der Analtrachee tritt eine Differenzierung des Meso- und Metathorax auf, die mit dem Verhältnis zusammenhängt, in dem im fertigen Flügel der Spreitenteil zum Faltenteile steht. Im Mesothorax zeigt die Anals 2 Äste, von denen der vordere sich einmal gabelt, es ist also keine Veränderung gegen das zweite Stadium eingetreten. Im Mesothorax aber hat sich jeder der 2 Äste in eine Gruppe von Tracheen aufgespalten, die der vorderen erreichen die Länge des Cubitus, nach hinten werden sie kürzer (s. Fig. H).

In diesem Stadium tritt auch die Analis I auf, die mit dem Cubitusstamme in Verbindung steht, seltener dem Analstamme vor seiner Gabelung entspringt. Nach der Häutung der Larve, also im 4. Stadium, ist diese Trachee stets ausgebildet, ferner ist für die Tiere dieses Lebensstadiums charakteristisch, daß die fächerförmige Ausbreitung der Analtracheen des Metathorax noch zugenommen hat, ihre Zahl ist durch Verzweigung vermehrt. Im Mesothorax dagegen treten nicht mehr als 3 Analtracheen auf. In beiden Segmenten haben sich die radialen Nebentracheen vermehrt, teils wohl durch Einschleiben einzelner Zweige, teils durch Gabelung der bereits vorhandenen. Auch die Spitze des Radius weist bei einzelnen Tieren Verästelungen auf.

Die mesothoracalen Tracheenzweige der Media, 3 auch 4, sind kräftig entwickelt, im Metathorax fehlen sie häufig (s. Fig. J).

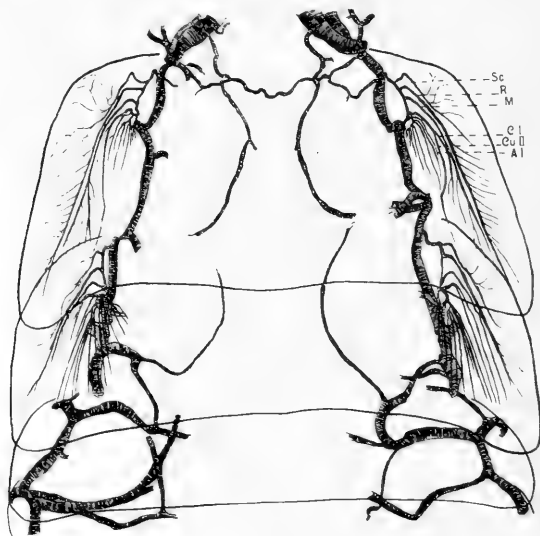


Fig. K. 5. Larvenstadium.

Mit dem Wachstum der Larven und der Vergrößerung des Thorax nach jeder Häutung nimmt auch die Länge der Tracheen zu (s. Fig. K). Die Subcosta ist im 5. Stadium mit ihren gegabelten oder umgegabelten Zweigen unverändert; der Radius tritt als stärkste Trachee immer deutlicher hervor. Akzessorische Tracheen finden sich in seiner ganzen Länge bis zur Spitze sehr zahlreich. Im Mesothorax drängt die Media mit ihren Verzweigungen, die teilweise

gegabelt sein können, den Cubitus II mehr und mehr aus dem geraden Verlauf, den er im 1. Larvenstadium aufwies. Je mehr mediale Nebentracheen vorhanden sind und je basaler sie entspringen, um so weniger Raum bleibt für die Entwicklung des Cubitus I, der bei den meisten Larven einen sehr verkümmerten Eindruck macht. Dasselbe ist im Metathorax der Fall, wenn die Media verzweigt ist, dagegen erreicht der Cubitus I die Länge des Cubitus II und der Media, wenn deren Verzweigungen fehlen (s. S. 404).

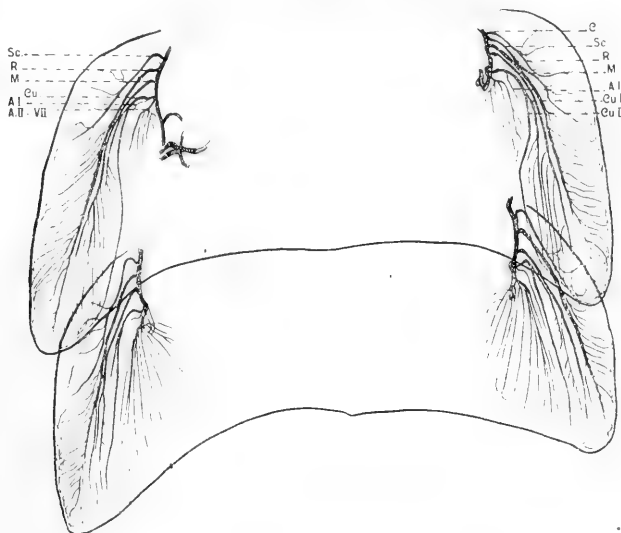


Fig. L. 6. Larvenstadium.

Nachdem bereits in den vorhergehenden Larvenstadien die Zahl der Analtracheen des Metathorax erheblich zugenommen hatte, tritt dieselbe Erscheinung im 5. Stadium auch im Mesothorax auf; an Zahl und Länge bleiben sie allerdings weit hinter den metathoracalen zurück, da auch der Faltenteil des Vorderflügels, den sie später stützen, eine viel kleinere Fläche des Gesamtflügels ausmacht als der des Hinterflügels.

Der Analstamm hatte sich, wie gezeigt, schon in früheren Stadien in 2 Aste gespalten, diese gliedern sich nun in 3 bzw. 4 Tracheen; dem vorderen gehören 2, auch 3, dem hinteren 3—4, die Analis II—VII, an.

Meso- und Metathorax nehmen im 6. Larvenstadium ganz bedeutend an Größe zu; auch die Tracheen sind in die Länge gewachsen, und zwar stärker als der Thorax, so daß sich ihre Spitzen

in abdominalen Richtung dem Thoraxrande anlegen müssen; es berührt die Spitze der vorhergehenden Trachee die nachfolgende s. Fig. L).

Ob die Zahl der medialen Zweige sich noch vermehrt hat, ist schwer festzustellen, weil die Zahl schwankt, es scheint mir aber nicht der Fall zu sein, sondern die Neubildung hat wohl mit dem vorhergehenden Stadium ihr Ende erreicht.

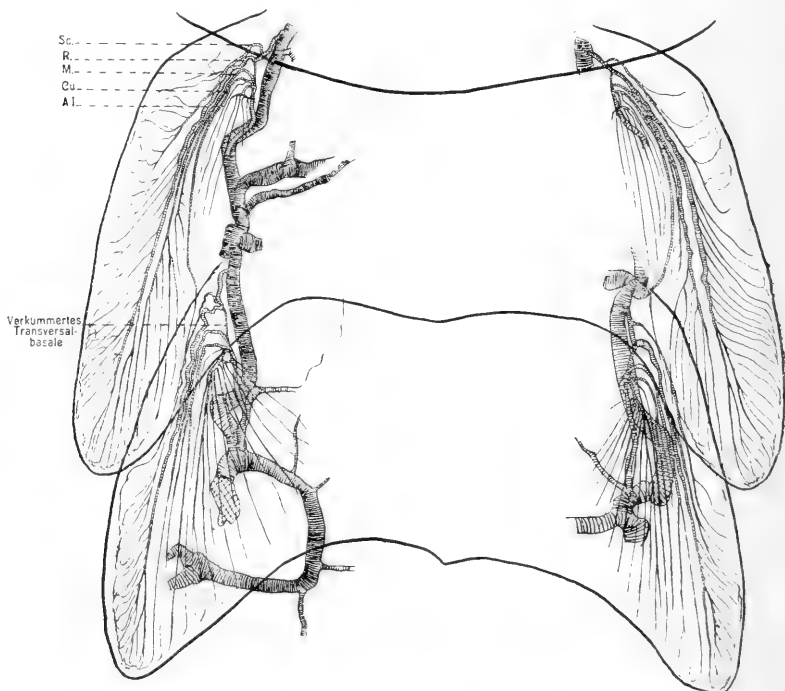


Fig. M. 7. Larvenstadium. Linker Metathorax.

Das Charakteristikum dieses Stadiums besteht hauptsächlich in der immer stärkeren fächerförmigen Ausbreitung der Analtracheen des Metathorax und der dadurch bedingten Differenzierung des Meso- und Metathorax, die im 7. und damit letzten Larvenstadium noch ausgeprägter in die Erscheinung tritt. Es ist bereits das Bild, das der imaginale Flügel bietet (s. Fig. M).

Die 5 Haupttracheenstämme verlaufen an ihrer Basis dicht nebeneinander.

Die Subcosta ist, wie seit dem 1. Larvenstadium, dichotomisch gegabelt, die der Basis am nächsten liegende Nebentrachee ist die

kürzeste, die folgenden legen sich dem thoracalen Rande mehr oder weniger an; sie haben zu ihrer Entfaltung aber mehr Platz als im fertigen Flügel, da das Subcostalfeld nicht so schmal ist.

Der starke mediale Tracheenstamm mit seinen vielen vorderen Nebenzweigen bedeckt fast die Hälfte der späteren Flügelfläche, die Media verläuft ihm parallel, ihre Nebenzweige haben sich weit ausgebreitet, so daß für die Entwicklung des Cubitus I wenig Platz blieb und die Spitze des Cubitus II weit zur Seite ausgebogen ist. Auch die Analis I ist in ihrer Entwicklung gehemmt, sie erreicht höchstens die Länge der Subcosta. Der Analstamm ist deutlich in 2 Gruppen gesondert, die Tracheen der vorderen sind im Meso- und Metathorax länger als die der hinteren.

Nach der letzten Häutung im imaginalen Flügel finden sich keinerlei Veränderungen der Tracheen mehr, weder in ihrer Lage noch an ihrer Zahl. Mit dem Wachsen und Sichausdehnen des Flügels nach der Häutung strecken sich die Tracheen, so daß ihre Spitzen alle den Flügelrand erreichen und hier und da noch in dem den Flügelrand begleitenden Sinus verlaufen (s. Taf. 25 Fig. 1 u. 3).

Zusammenhang der Flügeltracheen mit den Körpertracheen.

Die Tracheen erscheinen gleich nach der Häutung als schwarze Bänder in dem noch ungefärbten Flügel; mit zunehmender Färbung und Chitinisierung desselben werden sie schwerer erkennbar, und es ist dann nicht leicht, ihren Verlauf festzustellen; besonders gilt dies von ihrem basalen Teile an der Insertionsstelle des Flügels; noch schwerer sind bei der Imago die Zusammenhänge der Flügeltracheen mit den Körpertracheen zu verfolgen.

Um daher einwandfreie Resultate hierüber zu erzielen, wurden auch diese Beobachtungen zunächst an ganz jungen Larven, die kurze Zeit vorher den Kokon verlassen hatten, angestellt.

COMSTOCK hat in seinen Untersuchungen auch diese Verhältnisse geprüft; nach ihm kommen 2 Hauptstämme in Betracht, von denen die Flügeltracheen abzweigen (s. Fig. N); diese 2 Hauptstämme anastomosieren, so daß der Eindruck hervorgerufen wird, als wäre es eine einzige Trachee, deren Äste den Flügel mit Luft versorgen (S. 326). COMSTOCK nennt den vorderen Stamm, der bei Pleopteren und Blattiden ein Zweig der dorsalen Längstrachee ist, die das Insect von vorn nach hinten durchzieht, den costo-radialen, den hinteren einen Zweig der ventralen Längstrachee den cubito-analen

Stamm; für die diese beiden Stämme verbindende Trachee hat er den Namen transversal-basal eingeführt. Wie die Namen sagen, gehören dem ersteren die Subcosta und der Radius an, dem hinteren der Cubitus und die Analtrachee.

Was nun die Media betrifft, so gibt Comstock für ihren Ursprung drei Möglichkeiten an:

1. die Media gehört dem costal-radialen Stamme an;
2. dem cubito-analen Stamme;
3. sie entspringt von dem transversal-basalen Mittelstück.

Die Verhältnisse bei Larven 1. Stadiums werden Auskunft darüber geben, ob dem so ist. Es wurde eine sehr große Zahl Larven teils sofort, nachdem sie den Kokon verlassen hatten, teils wenn sie einen oder mehrere Tage alt waren, untersucht, mit dem Ergebnisse, daß sich bei *Blatta* sowohl für die erste als auch für die zweite Annahme Comstock's Beispiele anführen lassen, schwerlich aber für die dritte.

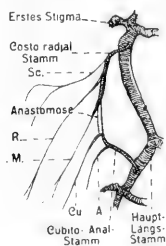


Fig. N.

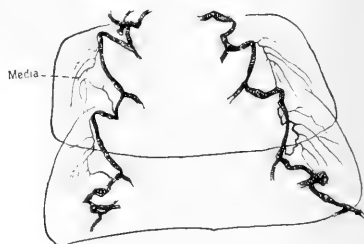


Fig. O. 1. Larvenstadium.
Zugehörigkeit der Media zum costo-radialen Stamme.

Unweit des 1. in den Prothorax verschobenen Stigmas zweigt der costo-radiale Stamm von dem einzigen Hauptlängsstamme ab, der die Larve durch die ganze Länge des Körpers bis in das abdominale Segment durchzieht. Bei *Blatta* ist also nicht ein dorsaler und ein ventraler Haupttracheenstamm, sondern nur ein Hauptstamm, der zwischen dem 1. und dem 2. und zwischen dem 2. und dem 3. Stigma eine Schlinge bildet, vorhanden (s. Fig. F).

Die costo-radiale Trachee, die gegen den Flügelkeim wächst, zweigt in einem ziemlich genauen rechten Winkel von der Haupttrachee ab, biegt in ihrem Verlauf aber dicht hinter der Basis scharf um und folgt in ihrem weiteren Verlaufe dem Hauptstamm fast parallel. Sie sendet regelmäßig 2 Zweige aus, die Subcosta und den Radius.

Vor dem 2. Stigma entspringt von dem die Larve durchziehenden Längsstamme eine Trachee, die sich dicht an der Wurzel gabelt; der eine Zweig biegt in das Körperinnere, der, auf den es für die Betrachtung des Flügels ankommt, verläuft nicht, wie die costo-radiale Trachee, nach hinten, sondern parallel dem Hauptlängsstamme, aber in der Richtung zum Kopfe, auf die costo-radiale Tracheenspitze zu. Ohne dieselbe zu erreichen, biegt sie scharf zurück und gabelt sich in den längeren Cubitus und die kürzere Analis.

Diese beiden Tracheen sind auf diesem Stadium der Entwicklung gleichwertige Hauptstämme, während in späteren Stadien die Analis leicht als Nebentrachee des Cubitus aufgefaßt werden kann, worauf schon früher hingewiesen wurde (S. 384 u. 387).

Was nun die Media betrifft, so ist ihre Zugehörigkeit zur costo-radialen Gruppe im linken Mesothorax unzweifelhaft auf Fig. O erwiesen. Es hat offenbar eine Gabelung der costo-radialen Trachee stattgefunden, und die beiden gleichwertigen Äste sind Radius und Media. Zwischen der costo-radialen und cubito-analen Gruppe besteht keinerlei Verbindung. Anders liegen die Verhältnisse bei der Larve Fig. F, rechter Mesothorax.

Der cubito-anale Stamm ist, wie oben beschrieben, kopfwärts gewachsen, scharf umgebogen, und hat sich in Cubitus und Analis gegabelt; an dem Knie, das er bildet, ist ein neuer Tracheenast hervorgesproßt, der seinerseits zunächst auf den Radius zugewachsen ist, dann aber, ohne denselben zu erreichen, in derselben Weise wie der Cubitus umbiegt, so die Media bildend. Auch in diesem Falle besteht zwischen der costalen und der cubitalen Gruppe keine Verbindung.

Es bleibt nun noch einiges über die transversal-basale Trachee zu sagen, die im Laufe der Entwicklung die 2 Gruppen verbindet.

Sie kann im 1. Larvenstadium ganz fehlen, dann wird es stets möglich sein, zu erkennen, welchen Ursprunges die Media ist (Fig. O, linker Mesothorax).

Die Verbindung der beiden Gruppen durch diese Anastomose kann aber bei einem ganz jungen Tier bereits so vollständig hergestellt sein, daß sich über ihre Entwicklung nichts sagen läßt; in diesen Fällen wird es auch unmöglich sein, zu bestimmen, welcher Gruppe die Media ursprünglich angehörte (s. Fig. O, rechter Mesothorax). Bei dem Studium einer großen Anzahl Larven findet sich

aber bald eine Reihe, die Aufklärung über die Entwicklung der transversal-basalen Trachee geben.

Auf Fig. O gehört im linken Mesothorax die Media dem vorderen Stamme an; an ihrer Basis in der Verlängerung der costo-radialen Trachee erscheint ein kleiner Tracheensproß. Auch an der cubito-analen Gruppe, an der die Media abzweigt, falls sie dem hinteren Stamm angehört, findet sich eine analoge Bildung, die auf den erstgenannten Sproß zuwächst, und es liegt die Vermutung nahe, daß diese beiden Tracheensprosse an ihren Spitzen miteinander verschmelzen. Es finden sich bei verschiedenen Tieren die verschiedensten Entwicklungsstadien dieser zwei Tracheen; entweder sind sie beide ganz kurz, häufig ist die vorderer länger als die hintere, oft die letztere ganz unterdrückt, so daß die Bildung nur von dem vorderen Stamme ausgeht (s. Fig. P).



Fig. P.

2. Larvenstadium. Beginn der Anastomose.

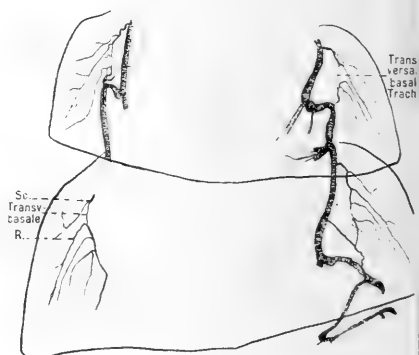


Fig. Q.

2. Larvenstadium. Transversal-basale Trachee.

In eben derselben Weise geht die Bildung der transversal-basalen Trachee vor sich, wenn die Media dem hinteren Stamme zugehört, nur daß ihre Ausbildung dann nicht zwischen Media und Cubitus, sondern zwischen Radius und Media erfolgt.

Wenn die Ursprungsstelle der Anastomose vom Radius bzw. der Media fast konstant zu nennen ist, so ist dies, soweit der cubito-anale Stamm in Betracht gezogen wird, durchaus nicht der Fall.

Normalerweise sproßt die transversale Trachee an der Umbiegungsstelle des Cubitus bzw. der Media hervor; es finden sich jedoch zahlreiche Fälle, in denen ihre Wurzel weiter zurück verlagert ist, und diese Zurückverlagerung kann bis vor die Gabelung Cubitus-Analysis erfolgen, wie es in Fig. Q im rechten Mesothorax der Fall ist.

Nach meinen Beobachtungen findet sich dieses Bild besonders häufig, wenn die Media der cubito-analen Gruppe angehört, und die Ausbildung der transversal-basalen erfolgt dann wohl nur von dem Radius aus.

Es zeigt sich also, daß der Begriff der transversal-basalen Trachee bei *Blatta* kein ganz feststehender ist, da sie sich sowohl zwischen Radius und Media (Fig. F) als auch zwischen Media und Cubitus (Fig. O) oder Radius und der cubito-analen Trachee entwickeln kann (Fig. Q).

Ein ganz extremer Fall liegt im linken Metathorax (Fig. Q) vor, in dem sie zwischen Radius und Subcosta ausgebildet ist, da anormalerweise auch der Radius dem cubito-analen System angehört.

Die große Unregelmäßigkeit in der Ausbildung der Media und der transversalen Trachee ist sehr auffallend. Es verhalten sich, was die Entwicklung dieser Tracheen anbelangt, nicht nur Meso- und Metathorax verschieden, sondern auch die rechte und linke Seite einer und derselben Larve. Während auf der einen Seite die Media dem vorderen Stamme angehört, ist auf der andern Seite häufig das Gegenteil zu beobachten, dadurch bedingt weichen auch die Anlagen der transversal-basalen Trachee der rechten und linken Seite voneinander ab.

Häufiger als im Mesothorax ist die Zugehörigkeit der Media zum hinteren Stamme im Metathorax zu beobachten, auch dürften Blattiden eines Stammes vielleicht eine größere Regelmäßigkeit in der Tracheenanlage aufweisen als Tiere, die von einem anderen Fundorte herrührten. Hierüber wären allerdings noch weitere Beobachtungen anzustellen.

Es muß nun noch der Fälle gedacht werden, in denen schon im 1. Larvenstadium die transversal-basale Trachee vollständig ausgebildet ist und die Media in der Mitte zwischen Radius und Cubitus aus dieser zu entspringen scheint. Nach Comstock ist dies die dritte Möglichkeit der Mediaentwicklung (S. 394).

Ich möchte dagegen auch in diesen Fällen, in denen die Anastomose bereits eingetreten ist, annehmen, daß die Entwicklung in genau derselben Weise vor sich gegangen ist wie oben beschrieben, das heißt, daß die Media entweder als Zweig der cubito-analen oder costo-radialen Trachee aufzufassen ist und die transversal-basale Trachee erst sekundär als Verbindung dieser 2 Hauptstämme ent-

standen ist, mit dem einzigen Unterschied, daß die Ausbildung stattfand, ehe die Larve den Kokon verließ.

Wäre, wie COMSTOCK wohl annimmt, die Entwicklung umgekehrt vor sich gegangen, das heißt, die Transversaltrachee die primäre, die Media die sekundäre Bildung, so müßten sich meines Erachtens Larven in frühen Stadien finden, in denen die Media noch nicht die Länge des Radius und Cubitus erreicht hat; ferner spricht dafür, daß sich unzählige Fälle finden, in denen wohl die Media entwickelt ist, die transversale Trachee dagegen fehlt oder noch in der Entwicklung begriffen ist, also sekundäre Bildung ist, und bei vielen Larven auch im 2. Stadium noch nicht das Ende ihrer Entwicklung erreicht.

In Fig. G fehlt sie im rechten Mesothorax noch vollständig, dagegen ist die Anastomose im Metathorax bereits eingetreten, läßt aber noch deutlich die Zugehörigkeit der Media zum hinteren Stamme erkennen. Weiter fortgeschritten ist ihre Ausbildung im Mesothorax (Fig. P).

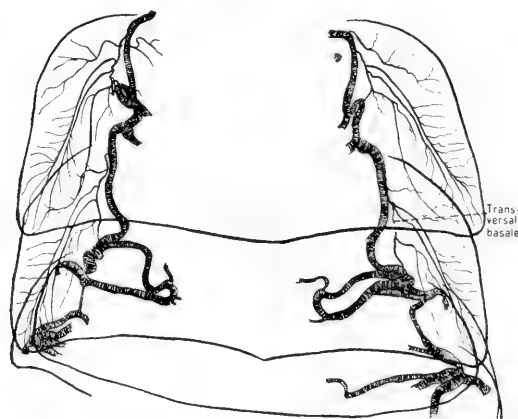


Fig. R. 3. Larvenstadium.
Fehlen der Anastomose.

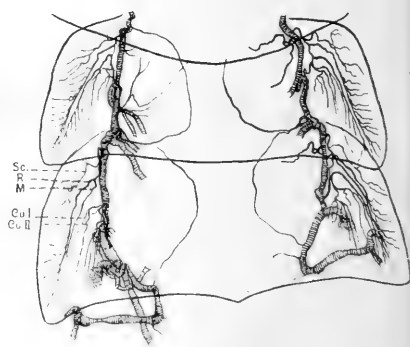


Fig. S. 4. Larvenstadium.
Fehlen der transversal-basalen Trachee.

Mit jeder Häutung der Larven nimmt die Zahl der Fälle ab, in denen die Anastomose der vorderen und hinteren transversal-basalen Trachee noch nicht eingetreten ist; sie kommen aber sowohl im 3. (Fig. R) als auch im 4. Larvenstadium (Fig. J) noch vor. Ich möchte aber für die Fälle (Fig. S), in denen noch kein Sproß der transversalen Trachee zu erkennen ist und die Media dem vorderen Stamme angehört, die Vermutung aussprechen, daß ihre Ausbildung vielleicht durch alle Lebensstadien unterbleibt.

Daß das Fehlen dieser Trachee sehr wohl möglich sein kann, dafür spricht COMSTOCK's Angabe, bei Blattiden und Plecopteren, bei denen die Media dem vorderen Tracheensysteme angehört, sei die transversale Trachee unterdrückt. Es ist allerdings auch nicht ausgeschlossen, daß sich für das Fehlen dieser Trachee noch eine andere Erklärung geben läßt, wie weiter unten ausgeführt werden soll, sehr wahrscheinlich erscheint sie mir aber nicht, so weit wie in Fig. S das 4. Larvenstadium in Betracht kommt. Insofern bestätigen sich COMSTOCK u. NEEDHAM's Angaben über das vollständige Fehlen der transversal-basalen Trachee, wenn die Media dem vorderen Stamme angehört, jedenfalls nicht, als für *Blatta germ.* mit aller Bestimmtheit bemerkt werden muß, daß, obgleich nachweislich bei vielen Larven die Media dem costo-radialen Stamme zuzuschreiben ist, doch eine transversal-basale Trachee zur Entwicklung kommt. Dies kann sich nur aus dem Studium der jüngsten Larven ergeben, da bei älteren Tieren, bei denen die Anastomose bereits eingetreten ist, sich über den Ursprung der Media mit Gewißheit nichts mehr sagen läßt, wenn aus der Lage derselben häufig auch noch Schlüsse gezogen werden können.

Wie die Abbildungen des 1.—3. Larvenstadiums ergeben (s. Fig. F, G, H), liegt die Wurzel der Media im allgemeinen ziemlich genau in der Mitte zwischen Radius und Cubitus, wenn die transversal-basale geschlossen ist. Vom 4. Stadium an zunehmend bis zur Imago werden die Fälle häufiger, in denen die Media sich am Grunde vom Radius entfernt, um sich mehr und mehr dem cubito-analen System anzuschließen (s. Fig. J u. K).

Wenn auch COMSTOCK u. NEEDHAM schon eine Wanderung der Media entlang der transversal-basalen Trachee erwähnen, so lag doch zunächst die Vermutung nahe, nachdem für *Blatta* festgestellt war, daß die Media besonders im Metathorax sehr häufig schon im 1. Larvenstadium der hinteren Tracheengruppe angehört, daß sie auch in diesen zahlreichen Fällen älterer Stadien bereits vom 1. Larvenstadium an in Verbindung mit dieser Gruppe stand und ihre Zugehörigkeit in späteren Stadien daher nichts Auffälliges sei (Fig. T).

Um über diese eventuell stattfindende Wanderung Klarheit zu erhalten, wurde ein und dasselbe Tier, bei dem die Media im 1. Stadium mit der costo-radialen Trachee zusammenhing, nach den verschiedenen Häutungen untersucht, und auf diese Weise konnte die Beobachtung bestätigt werden, daß im Laufe der Entwicklung

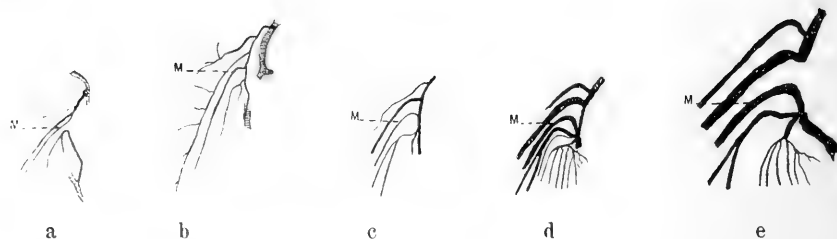


Fig. T. a—e Wanderung der Media. Larvenstadium 1, 2, 4, 6, 7.

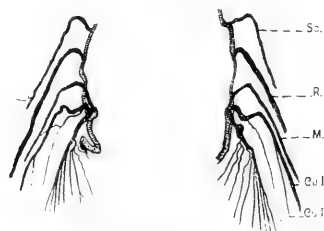


Fig. U. Media gewandert. 5. Larvenstadium.

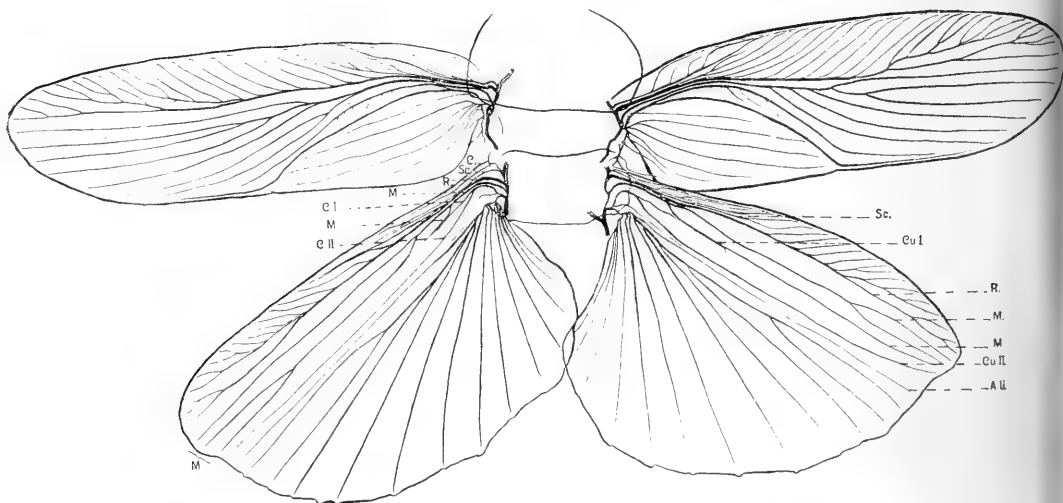


Fig. V. Imaginale Flügel.

Radius der Wanderung der Media gefolgt. Linker Metathorax.

in der Tat die Media sich von der costo-radialen Gruppe entfernt und sich der cubito-analen um so mehr nähert, je älter die Larve wird, bis sie, manchmal schon im 5. Stadium (Fig. U), meist erst

im 6. oder 7., sich eng mit diesem verbindet und keinerlei Zusammenhang mehr mit der transversalen Trachee behält.

In seltenen Fällen folgt auch der Radius der Wanderung der Media, um sich der cubito-analen Gruppe zu nähern (Fig. V).

Es gibt aber auch Tiere, bei denen diese Wanderung ganz unterbleibt. Hand in Hand mit derselben geht ein Verkümmern der transversal-basalen Trachee, wie COMSTOCK u. NEEDHAM auch angeben (s. Fig. M linker Metathorax).

In einem einzigen Falle, den ich durch die verschiedenen Stadien verfolgt habe, kam es zur vollständigen Auflösung dieser Trachee (Fig. Te). Ob vielleicht auch der S. 399 erwähnte Fall des Fehlens dieser Trachee im 4. Larvenstadium auf eine solche Rückbildung zurückzuführen ist, läßt sich ohne Kenntnis der vorhergehenden Entwicklungsstadien schwer entscheiden.

Die Wanderung der Media ist ebensowenig der Gesetzmäßigkeit unterworfen wie ihre Zugehörigkeit zu einem der beiden Hauptstämme. Sie findet sich öfter im Meta- als im Mesothorax, sie kann ganz oder nur auf einer Seite unterbleiben. Noch schwerer zu entscheiden ist es, welche Einflüsse diese Wanderung hervorrufen. Vielleicht findet vom hinteren Stigma aus eine bessere Luftversorgung statt; es bestehen aber keine Anhaltspunkte für diese Annahme.

Im Flügel der Imago finden sich dieselben Verhältnisse wie im vorhergehenden Larvenstadium (Fig. V). Die Haupttracheenstämme sind an ihrer Wurzel eng aneinandergerückt, die transversal-basale Trachee ist meist sehr schwach, es bietet sich keinerlei Neuerscheinung.

Nachdem bisher der normale Verlauf der Entwicklung der Flügeltracheen der *Blatta germ.* beschrieben wurde, sollen nun noch einige Abweichungen besprochen werden und einige allgemeine Bemerkungen folgen.

So weit das Untersuchungsmaterial ergab, sind die 5 Haupttracheenstämme Subcosta, Radius, Media, Cubitus und Analis stets vorhanden, es fehlte niemals eine dieser Tracheen oder war auch nur verkümmert. Dagegen kam in ungefähr 5% aller untersuchten Tiere eine Vermehrung der Hauptstämme auf 6 vor.

Man wird zunächst veranlaßt sein, anzunehmen, daß diese überzählige Trachee zwischen Radius und Media oder Media und Cubitus auftritt, je nachdem, welcher der beiden Gruppen die Media angehört;

dem ist aber nicht so, obgleich es sehr sonderbar ist, daß niemals eine Ausbildung der Media von beiden Gruppen gleichzeitig erfolgt, sondern irgendwelche vielleicht physikalischen oder physiologischen Kräfte diese doppelte Ausbildung der Media verhindern.

Es ist schwer zu entscheiden, ob die 6. Trachee, wenn sie vorhanden ist, vor der Subcosta oder zwischen dieser und dem Radius liegt (s. Fig. W), und es scheint nur durch vergleichende Untersuchung mit anderen Insecten möglich, sie in das Tracheensystem der Flügel einzuordnen. Sie fand sich in den verschiedensten Larvenstadien und auch in einzelnen Flügeln, wie erwähnt, in einem verhältnismäßig zu hohen Prozentsatz, um eine durchaus anormale Bildung zu sein, wie solche weiter unten noch angeführt werden sollen. Es bleibt dann nur die Annahme, daß sie mit den ursprünglichen Tracheen in einem gewissen genetischen Zusammenhange steht und eine bei *Blatta* im allgemeinen nicht mehr regelmäßig zur Entwicklung kommende Trachee ist.



Fig. W.

2. Larvenstadium mit Costa und Subcosta. Hinterflügel mit verzweigter Media.

Falls es sich so verhält, kann nur die Costa in Betracht kommen, die nach COMSTOCK u. NEEDHAM'S Annahme im hypothetischen Urflügel stets vorhanden war, im Laufe der Insecten-Entwicklung in vielen Ordnungen ganz verschwunden ist, bei *Gomphus*, *Ephemera* und *Hemerobius* aber noch erhalten ist.

Ich halte es daher für berechtigt, anzunehmen, daß diese bei einzelnen Blattiden gefundene Trachee die Costa ist, die sich erhalten hat, und ich möchte ferner die Hypothese aufstellen, daß sich

Reste dieser Costa in allen Larvenstadien und auch im Flügel finden, selbst wenn die Costa als selbständiger Tracheenast nicht mehr festzustellen ist.

Als Rest der Costa betrachte ich in allen Larvenstadien den vorderen Gabelast der Subcosta; er ist stets vom 1. Larvenstadium an nachweisbar (s. S. 380) und, wie S. 386 erwähnt, gleichwertig mit dem hinteren Aste, erreicht dieselbe Länge wie jener im Flügel und verläuft im Randsinus wie die Costa bei den Insecten, bei denen sie noch erhalten ist.

Veranlaßt zu dieser Vermutung haben mich nicht nur die Bilder, in denen vor dem Radius 2 Tracheen verlaufen, sondern in viel höherem Maße die, in denen, wie im rechten Mesothorax der Fig. W u. L, zwar nicht 2, sondern nur 1 Trachee vorhanden ist, die sich aber unmittelbar an der Basis spaltet und deren 2 Äste genau den Verlauf der Costa und Subcosta im linken Metathorax Fig. W nehmen; die Costa als die vordere biegt sich zum Marginalrande des Flügels zurück, während die hintere in gerader Richtung den Flügelrand erreicht, so wie es an vorhergehender Stelle für die 2 dichotomischen Gabeläste der Subcosta (S. 380) beschrieben wurde.

Auch diese basale Gabelung der Subcosta war bei einer Reihe von Larven zu beobachten, und die Annahme, daß eine Verschmelzung der Costa und Subcosta eingetreten, ist wohl nicht von der Hand zu weisen; es ist in diesem Falle nur einen Schritt weiter, wenn behauptet wird, daß im Laufe der Entwicklung das Zusammenfließen der beiden Tracheen, von der Basis aus fortschreitend, immer weitergegangen ist und bei den heutigen *Blattae* meist nur noch eine Spitzengabelung auftritt, die durch Reduktion vielleicht einmal ganz verschwinden wird.

So muß also die Subcosta der Blattiden, die bei der Mehrzahl aller Tiere angetroffen wird, eigentlich als ein Verschmelzungsprodukt der Costa + Subcosta aufgefaßt werden.

Auf diese Weise ist vielleicht auch für die verschiedenen Insectenordnungen das Verschwinden der Costa zu erklären. Es wird allerdings weiterer Untersuchungen über die Entwicklung der Flügeltracheen an anderen Insecten bedürfen, um vollständige Klarheit zu erhalten.

Jedenfalls möchte ich im Gegensatz zu COMSTOCK u. NEEDHAM die Gabeläste der Subcosta als gleichwertig (1 und 2) betrachten und nicht den vorderen als akzessorischen, wie die Nebentracheen

des Radius usw., selbst wenn sich obige Hypothese durch Vergleiche als falsch herausstellen sollte; denn beide Äste sind vom 1. Larvenstadium an so klar entwickelt wie der Radius Sector, wohingegen sich die Nebentracheen des Radius und der Media bei *Blatta* erst im Laufe der Entwicklung, also sekundär, anlegen.

Wenn diese Definition der Haupttracheen als der primären, der akzessorischen als der sekundären aufrecht erhalten wird, ist es auch fraglich, ob der Cubitus I bei *Blatta* als Haupttrachee angesprochen werden kann. Wie im Vorhergehenden (S. 387) gezeigt wurde, entwickelt sich diese Trachee im 2., manchmal erst im 3. Larvenstadium, sie ist also entschieden eine sekundäre Bildung.

Ihr spätes Auftreten und ihre um so mehr unterdrückte Entwicklung, je zahlreicher und verzweigter die Medianebenzweige sind, läßt sich vielleicht damit erklären, daß der Cubitus I bei *Blatta* in der Rückbildung begriffen ist, um vielleicht einmal ganz auszufallen. Im Vorderflügel ist, wenn dem so ist, diese Rückbildung offenbar schon weiter vorgeschritten, denn es wurde bereits (S. 387 u. 391) erwähnt, daß im Hinterflügel die Media in gerader Richtung verläuft, ohne Nebenzweige abzugeben (s. Taf. 25 Fig. 3), abgesehen von Ausnahmen, ihr parallel bis zum Hinterrande der Cubitus I und Cubitus II.

Auf diese Ausnahmen muß noch mit einigen Worten eingegangen werden. Bei einer Anzahl von Tieren nähern sich die Bilder der Tracheenentwicklung im Metathorax und des imaginalen Hinterflügels denen, die vom Vorderflügel her bekannt (s. Taf. 25 Fig. 2) sind, denn es treten Nebentracheen der Media auf, entweder am distalen, häufiger am proximalen Teile, die ein Wachstum des Cubitus I unmöglich machen, so daß seine Tracheenspitze stets nur die Höhe der 1. medialen Verzweigung erreicht.

Bei Betrachtung der Flügeladern erscheint es zunächst, als verliefen die ungegabelte Media und der Cubitus I und II nebeneinander; es fällt nur auf, daß 1 oder 2 der Queradern zwischen Media und Cubitus I nicht, wie es normal ist, im rechten, sondern im spitzen Winkel zu diesen stehen.

Werden nun die Tracheen in Betracht gezogen, so ergibt sich, daß die Media 1 oder 2 akzessorische Tracheen entsendet, die den eben erwähnten Queradern folgen, um sich dann in der Cubitus I benannten Ader zum Flügelrande zu erstrecken, während die Trachee

Cubitus I im Wachstum zurückgeblieben ist und nur an der Basis der Ader Cubitus I ein kurzes Stück neben dem Seitenzweige der medialen Trachee einherläuft. Logischerweise müßte diese Ader im Hinterflügel wohl als Media + Cubitus bezeichnet werden. Wie schon verschiedentlich erwähnt, verhalten sich auch in dieser Beziehung die beiden Seiten eines Tieres nicht immer gleich (Fig. V).

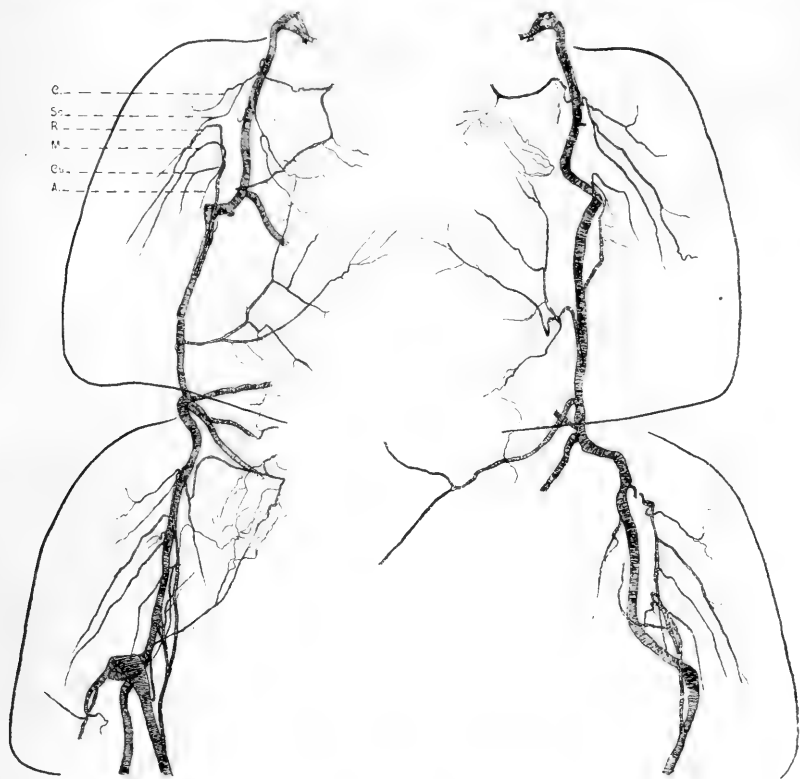


Fig. X. 1. Larvenstadium. Radius vom Cubito-analis entspringend.

Es wurde schon früher erwähnt (S. 384), daß die Bezeichnung *Analisis I* vielleicht nicht aufrecht zu erhalten sein wird, denn was *Blatta* betrifft, so hat diese Ader nur das mit den Analadern gemein, daß sie vom Cubitus umschlossen wird und nur in seltensten Fällen ein Nebenzweig des Analstammes ist, meist dagegen dem Cubitus angehört. Sie entwickelt sich stets erst im 3. oder 4. Larvenstadium, wenn der Analstamm bereits in 2 Gruppen ge-

sondert ist, die ihrerseits schon verzweigt sind. Erst entwicklungsgeschichtliche Vergleiche an anderen Insecten werden ergeben, welchen Ursprung diese Trachee ursprünglich hatte. Es bedarf nun noch eines Hinweises (Fig. X), daß in ganz seltenen Fällen auch der Radius, der in späteren Stadien manchmal der Wanderung der Media zur cubito-analen Gruppe folgt, schon im 1. Larvenstadium dieser Gruppe angehört.

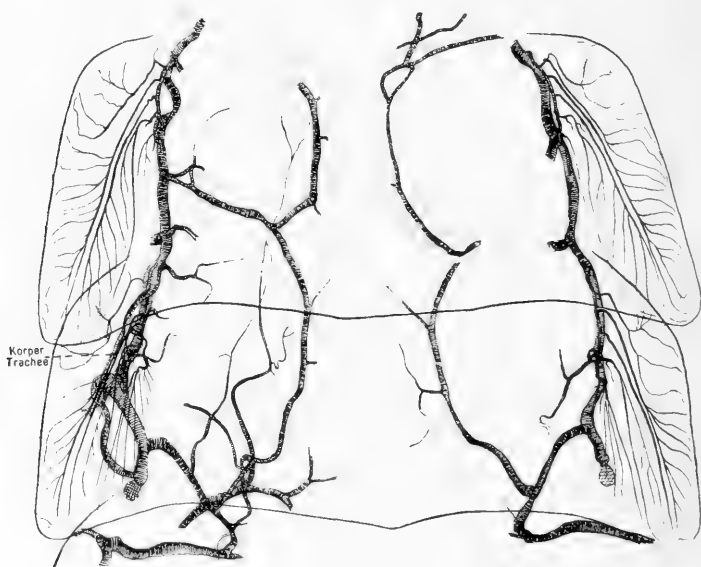


Fig. Y. 4. Lebensstadium.

Körpertrachee täuscht die 1. akzessorische Trachee des Radius vor.

Wenn bisher von den Flügeltracheen die Rede war, die normalerweise im Thorax verlaufen, so muß nun noch erwähnt werden, daß Larven gefunden wurden, bei denen eine überzählige Trachee vorkommt, die mit den eigentlichen Flügeltracheen nichts zu tun hat, obgleich sie unter Umständen für eine solche angesehen werden kann. Es ist eine verlagerte Körpertrachee, die auf Fig. Y die 1. akzessorische radiale Trachee vortäuscht und die, da sie sich weit zur Thoraxspitze erstreckt, die Entwicklung der unteren radialen Nebentracheen unterdrückt hat.

Gerade solche anormalen Bildungen beweisen, wie dringend geboten es ist, bei der Betrachtung der Tracheen auch ihren Ursprung

festzustellen, da sonst zu leicht falsche Vorstellungen über Zahl und Lage der Tracheen hervorgerufen werden können.

Leider gelang es mir, wegen der für die Zucht der Blattiden ungünstigen Verhältnisse in den Räumen des Instituts nicht, eine Larve mit einer derartigen Anlage durch alle Lebensstadien zu verfolgen, so daß ich nicht angeben kann, ob diese Trachee noch im Flügel vorhanden ist und wie die Adern in einem solchen Falle verlaufen.

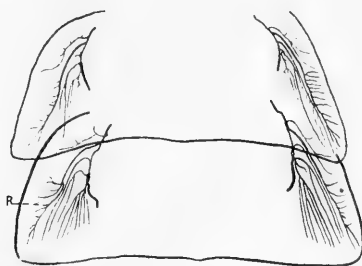


Fig. Z. 3. Larvenstadium. Radius anormal.

Endlich soll Fig. Z, linker Metathorax, zeigen, daß auch die normale Ausbildung des Radius Sector unterbleibt und auf diese Weise wohl auch das Bild der Adern ein verändertes werden kann. Solche Verästelungen sind jedenfalls sehr selten und als anormal zu betrachten.

Schluß.

Als zusammenfassendes Ergebnis dieser Untersuchungen stellt sich die Tatsache heraus, daß die Tracheenentwicklung der *Blatta germ.* doch immerhin weit größeren Schwankungen unterworfen ist, als nach dem bisher Bekannten zu erwarten war. Es finden sich nicht nur die Verhältnisse, die COMSTOCK u. NEEDHAM für die verschiedenen Blattiden und Plecopteren festgestellt hat, nämlich die Zugehörigkeit der Media zum vorderen oder zum hinteren Stamme, und das Fehlen oder Vorhandensein der transversal-basalen Trachee, sondern eigentlich all die Verhältnisse, die nach ihnen für die große Ordnung der Orthopteren und einiger anderer Insectenordnungen überhaupt in Betracht kommen. Es findet sich die transversal-basale Trachee auch in den Fällen, in denen die Media unzweifelhaft dem costal-radialen Stamme angehört, wie sie in allen anderen Insecten-

ordnungen stets vorkommt; es findet sich die Wanderung der Media, wie bei den Hemipteren, und manchmal auch die des Radius, wie bei den Acrididen an der transversalen entlang zum cubito-analen Stamme, es findet sich das Verkümmern dieser transversal-basalen Trachee, wie bei *Xiphidium*, und endlich, wenn ich es auch nur in einem Falle sah, die vollständige Rückbildung und Auflösung dieser Trachee, wie COMSTOCK es für die *Locustidae* als wahrscheinlich annimmt, ohne es allerdings bisher beobachtet zu haben.

Daß die Flügeltracheen jedenfalls bei *Blatta* entscheidenden Anteil an der Bildung der Flügeladern haben, ergibt sich daraus, daß sie in Zahl und Lage mit den Haupt- und akzessorischen Tracheen stets übereinstimmen.

Ob deshalb WOODWORTH'S (12) Auffassung, daß nur der Mechanismus des Fluges die Ausbildung der Flügeladern beeinflusst, so unbedingt angenommen werden kann, erscheint doch fraglich.

Die wechselnde Lage der Media weist im Gegenteil darauf hin, daß ihre Lage gerade an der Insertionsstelle des Flügels nicht genau fixiert ist und daß es für den Flügel gleichgültig ist, ob sie mehr dem Radius oder dem Cubitus genähert ist.

Es muß allerdings zugegeben werden, daß für solche Betrachtungen nicht eine Tierart gesondert angesehen werden kann, besonders wenn es sich, wie im Falle der *Blatta*, um ein Insect handelt, bei dem das Flugvermögen so gut wie ganz fehlt, da sowohl ♂ wie auch ♀ die Flügel nur noch als Fallschirm benutzen können, wovon ich mich durch eigene Beobachtungen überzeuge. Um über diese und die erwähnten anderen Fragen der Flügeladerentwicklung Aufklärung zu erhalten, wird es nötig sein, in allen Insectenordnungen die Flügeltracheen-Entwicklung durch die aufeinanderfolgenden Lebensstadien der einzelnen Tiere zu verfolgen; es wird von großem Interesse sein, festzustellen, inwieweit überall derartig fluktuierende Verhältnisse vorliegen wie bei *Blatta germanica*.

Ich behalte mir für spätere Zeiten vor, ähnliche Untersuchungen an verschiedenen anderen Insecten durchzuführen, die mich vielleicht veranlassen werden, in einem oder dem anderen Punkte meine hier ausgesprochenen Ansichten zu ändern, da viele Fragen, wie gesagt, nur durch Vergleiche der verschiedenen Insectenordnungen zu klären sind.

Nur das eine ist sicher: daß niemals der fertige Flügel, sondern stets nur die Entwicklung desselben und der Flügeltracheen Aus-

kunft geben werden über die Entstehung und die Entwicklung des Flügels im Insectenreiche.

Die Untersuchungen, über deren Ergebnisse in der vorliegenden Arbeit berichtet wurde, sind auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. HEYMONS in Angriff genommen worden. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, ihm für seine jederzeit in der bereitwilligsten Weise erteilte Anregung und Anleitung meinen verbindlichsten Dank auszudrücken.

Literaturverzeichnis.

1. ADOLPH, E., Über Insecten-Flügel, in: Nova Acta Acad. Leop. Carol., 1870, Vol. 41.
2. BRAUER und REDTENBACHER, Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügel-Geäders, in: Zool. Anz. 1888, Jg. 11.
3. LANDOIS, Entwicklung des Schmetterlingflügels, in: Z. wiss. Zool., 1871, Vol. 21.
4. SPULER, Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Lepidopteren, *ibid.*, 1892, Vol. 35.
5. COMSTOCK and NEEDHAM, The wings of Insects, in: Amer. Naturalist, Vol. 32 und 33, 1898—1899.
6. REDTENBACHER, Vergleichende Studien über das Flügel-Geäder der Insecten, in: Ann. naturhist. Hofmus. Wien, 1886, Vol. 1.
7. BRUNNER DE WATTENWYL, Nouveau système des Blattaires, Leipzig. 1865.
8. —, Prodomus der europäischen Orthopteren, Leipzig 1882.
- 8a. HAASE, E., Flügelrippen der Schmetterlinge, in: Zool. Anz. 1891.
9. PANCRITIUS, Kenntnis der Flügelentwicklung bei den Insekten, Inaug.-Diss. der Alberta-Universität, 1884.
10. REHBERG, Entwicklung der Insectenflügel, in: Jahresber. des Gymnas. Marienwerder, 1885—1886.
11. KRÜGER, Entwicklung der Flügel der Insekten unter besonderer Berücksichtigung der Käfer, Inaug.-Diss. phil. Fak. Göttingen, 1898.
12. WOODWORTH, The wing veins of Insects, in: Univ. California Publications, College of Agriculture, Agricultural experiment Station. Vol. 1, Sept. 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 25.

- Fig. 1. *Blatta germanica*. Vorderflügel.
Fig. 2. Hinterflügel. Media gegabelt.
Fig. 3. Hinterflügel. Media ungegabelt.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über den feineren Bau der Facettenaugen bei Neuropteren.

Von

Friedrich Ast.¹⁾

Mit Tafel 26—33.

Einleitung.

Unsere Kenntnisse über den Bau der Facettenaugen wurden in den letzten Jahren bedeutend erweitert. Es ist wohl kaum nötig, eine Übersicht über die in Betracht kommenden Arbeiten und ihre Ergebnisse zu geben. Es dürfte dies aus den zahlreichen Arbeiten,

1) Der Verfasser, zuletzt Oberleutnant d. L. in der Fliegerabteilung 304, ist im September 1918 in Palästina gefallen. Er hatte die Staatsprüfung für das höhere Lehramt abgelegt und hatte mit der vorliegenden Untersuchung am 8. März 1913 bei der naturw. Fakultät in Tübingen die Doktorprüfung bestanden. Die Arbeit sollte vor der Drucklegung noch in einigen Punkten ergänzt werden. Dr. AST war damit noch nicht zu Ende gekommen, als ihn der Kriegsausbruch ins Feld rief. Bis zum Jahre 1917 stand er ununterbrochen beim 7. bayrischen Landw.-Inf.-Reg. im Westen. Dann trat er zu einer Fliegerabteilung über und kam im August 1918 an die Palästinafront. Aus Konstantinopel und von der Weiterreise habe ich von ihm noch mehrfach Nachricht erhalten, zuletzt eine Karte vom 17. September aus der Gegend von Aleppo. Bald darauf fiel Dr. AST bei einem Beobachtungsfluge, während sein Flugzeugführer in Gefangenschaft geriet. Zwei Brüder von Dr. AST waren schon vorher gefallen.

Dr. AST war eine ernste Natur, ein Mann von größter Gewissenhaftigkeit und Pflichttreue, aus tiefster Überzeugung bereit, alles für das Vaterland einzusetzen.

Blochmann.

die in jüngster Zeit erschienen sind, zur Genüge bekannt sein. Nachdem besonders Untersuchungen von MÜLLER, GRENACHER und HESSE uns über den allgemeinen Bau des Facettenauges orientiert und EXNER'S Arbeiten deren Wirkungsweise vor allem weiter klargelegt hatten, war die Grundlage geschaffen für speziellere Untersuchungen. Man ging daran, die einzelnen Familien genauer zu untersuchen. So wurden die Facettenaugen der Ephemeren, Coleopteren, Wasserwanzen, Dipteren untersucht, und interessante Befunde dieser Arbeiten bereicherten unsere Erfahrungen. Das Auge von *Dytiscus marginalis* fand eine eingehende Bearbeitung auch in bezug auf seine Entwicklung. Diese Arbeiten zeigten, welch reiche Mannigfaltigkeit im Bau des Facettenauges selbst innerhalb einzelner Familien herrscht. Gern war ich bereit, der Anregung von Herrn Prof. BLOCHMANN zu folgen und mich diesem Gebiet zuzuwenden. Die Neuropteren, welche ich zu bearbeiten hatte, umfaßten eine Insectengruppe, die heute in 3 Familien aufgelöst ist. Wir unterscheiden Panorpatae, Neuroptera, Trichoptera. Die Panorpatae und Neuropteren sind kleine Familien. Besonders die erstere umfaßt nur wenige Vertreter. Die Trichopteren sind durch zahlreiche Arten vertreten, die sich aber ziemlich einheitlich zusammenschließen. Versprach eine Untersuchung erfolgreich zu werden infolge dieser systematischen Verhältnisse, so war sie um so verlockender, als von den in Betracht kommenden Tieren nur das Auge einer einzigen Art beschrieben war, nämlich von *Phryganea grandis*, durch GRENACHER. Die Untersuchungen waren zu einer Zeit gemacht, da die Technik weniger ausgebildet war. Daher schien eine Nachuntersuchung auch in dieser Beziehung angezeigt.

Das Material sammelte ich in der Umgebung von Tübingen, teilweise auch auf den nächsten Bergen der schwäbischen Alb (*Ascalaphus*, *Myrmeleon*, *Raphidia*). Die Tiere, zum größten Teil Dämmerungs- oder Nachtinsecten, verhalten sich bei Tag meist ruhig in ihren Verstecken. Sie waren daher nicht immer leicht zu bekommen. Von *Myrmeleon* sammelte ich die Larven und züchtete die Imago.

Untersuchungsmethoden.

Zur Fixierung benutzte ich vor allem Sublimat mit Zusatz von 2% Eisessig. Hiermit erzielte ich in den meisten Fällen gute Erfolge. Auch Sublimat mit Alkohol und ZENKER'S Gemisch wendete

ich an; ersteres erzeugte vielfach Schrumpfungen. FLEMMING'sche Lösung erhielt bei *Chrysopa* sehr schön die Nebenpigmentzellen. Bei *Ascalaphus* waren die Nebenpigmentzellen, die sehr wasserreich sind, stets bedeutend geschrumpft. Hier führte mich CARNOY'sche Flüssigkeit zum Ziele. Sie erzeugte nur geringe Schrumpfung. Die Methode, die Cornea abzusprengen, wendete ich wenig an. Nur bei *Osmylus*, *Myrmelcon* und *Ascalaphus* hatte ich damit Erfolg. Bei den übrigen haftet die Cornea sehr fest. Ich schnitt daher die Cornea mit, und bei einiger Übung gelingt es auch so, Schnittserien von $5\ \mu$ Dicke herzustellen. In einigen Fällen stellte ich auch Schnitte von $3\ \mu$ Dicke her. Die kombinierte Einbettung in Celloidin mit Paraffin wendete ich wenig an, meist führte die Einbettung in Paraffin allein zum Ziele. Anfangs verwandte ich Paraffin vom Schmelzpunkt 50, vorteilhafter erwies sich Paraffin vom Schmelzpunkt 56, das ich später ausschließlich verwendete. Da bei den Neuropteren und Trichopteren das Auge die Form einer Halbkugel hat, lieferten Sagittalschnitte sowohl Querschnittsserien als auch Längsschnitte. Bei dieser Schnittrichtung stützte sich das Corneagewölbe in sich selbst, zersprang nicht und ließ so das eingeschlossene Organ unbeschädigt. Allerdings kann ab und zu ein ganzer Schnitt sich lösen und herausfallen. Leicht wurden die Schnitte durch den Wechsel von Wasser zu Alkohol und durch die Färbung geschädigt; dies zu verhindern klebte ich sie meist mit Eiweißglycerin auf. Stets überzog ich die Schnitte mit einer Photoxylinschicht, indem ich sie in eine Tube mit $\frac{1}{4}\%$ iger Photoxylinlösung tauchte. Die Färbung mit Eosin und DELAFIELD's Hämatoxylin verwandte ich zu Übersichtspräparaten oder als Kontrollfärbung. Dabei färbten sich auch das Eiweißglycerin und das Photoxylin. Dies läßt sich aber leicht beseitigen, wenn man mit Salzsäure in Alkohol differenziert. Mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin erhält man vorzügliche Färbungen, weshalb ich dies fast ausschließlich verwendete. Man kann mit ihm jeden erwünschten Grad der Differenzierung erreichen. Eine Vorfärbung mit Bordeauxrot war in manchen Fällen von großem Vorteil. Das Pigment entfernte ich mit der JANDER'schen Flüssigkeit, die ihren Zweck sehr gut erfüllte. Um die Pigmentverschiebung beobachten zu können, fixierte ich Tiere, die ich mehrere Stunden in der Dunkelkammer gehalten hatte, bei schwachem rotem Licht.

Zur Vermeidung von Mißverständnissen sei folgendes über die Orientierung vorausgesandt. Die Lage der Augen und die Schnittrichtung sind stets auf die Ächsen des Kopfes bezogen. Bei *Sialis*

und *Raphidia* fällt die Längsachse des Kopfes mit der des Körpers zusammen. Alle übrigen untersuchten Arten besitzen die normale Kopfhaltung: Längsachse des Kopfes senkrecht zur Längsachse des Körpers. Ein Schnitt parallel der Stirn ist ein Frontalschnitt, ein Schnitt senkrecht zur Längsachse des Kopfes ein Querschnitt.

1. Panorpatae.

Panorpa communis L.

(Fig. 1, 2, 3A—D.)

Das Auge ist ein Oval, dessen Längsachse senkrecht zur Körperachse steht. Schon äußerlich ist zu sehen, daß die Cornea dorsoventral weniger gekrümmt ist als senkrecht dazu. Vom Rande der Cornea springt eine Chitinlamelle gegen den Mittelpunkt des Auges vor. Beide bilden so zusammen eine starre Kapsel, in welche das Auge eingebettet ist. Die Chitinlamelle ist eine Einstülpung, besteht also aus zwei Lagen. Sowohl im Auge wie auf der Körperseite liegt ihr die dünne Hypodermis an. An ihrem freien Innenrand setzt sich die Basalmembran an. Chitinlamelle und Basalmembran bilden die Scheidewand zwischen Kopf und Auge. Die Basalmembran ist siebartig durchlöchert. Durch jedes Loch treten die Nervenfasern einer Retinula, die sich unter der Basalmembran in der Nervenbündelschicht zu größeren Bündeln zu vereinigen. In dieser Nervenbündelschicht sehen wir zahlreiche Kerne, die wohl zu Nervencheiden gehören. Die Schicht wird proximal von einer dünnen Membran begrenzt, die sich wie die Basalmembran am Innenrand der Chitinlamelle ansetzt (Fig. 1). Dicht darunter liegt eine weitere Membran, diese umhüllt die Ganglien. Beide Membranen habe ich immer gefunden.

Die Cornealinse ist bikonvex und sondert sich in 2 Lagen. Die äußere, sich homogen färbende, resistendere Lage bildet über jedem Ommatidium eine bikonvexe Linse, die nach innen mehr gewölbt ist als nach außen. Auf die innere Wölbung legt sich die weniger gefärbte Lage in konzentrischen Schichten.

Der Krystallkegel ist kegelförmig, mit breiter Basis. Er färbt sich kaum und besitzt geringe Lichtbrechung. Seine kaum sichtbare, körnige Struktur ist überall gleichmäßig; sie läßt vermuten, daß es sich im lebenden Zustand um eine ziemlich stark wasserhaltige, weiche Masse handelt. Dafür spricht auch, daß der Krystallkegel

stets ein wenig geschrumpft ist. Die Krystallkegelhülle ist zart. An der Kegelspitze umfaßt sie das distale Ende des Rhabdoms (Fig. 2 u. 3C). Der Basis des Kegels liegen die Krystallkegelzellen auf. Sie führen nur wenig Plasma, das die Kerne umhüllt. Als Abnormität habe ich an einigen Präparaten Krystallkegel gefunden, die aus 5 Segmenten bestanden. Dementsprechend fanden sich 5 Krystallkegelzellen und Kerne vor.

Die Retinula zeigt eine Ausbildung, wie sie dem Appositionsauge zukommt. In gleichförmiger Ausbildung reicht sie von der Kegelspitze bis zur Basalmembran. Proximal verjüngt sie sich ein wenig. Indem ich auf Querschnittserien durch das Auge die Kerne zählte, fand ich, daß jede Retinula aus 8 Zellen besteht. 7 Kerne liegen in der distalen Hälfte der Retinula. Der 8. Kern liegt proximal, wenig über der Basalmembran. Ob sich diese 8. Zelle am proximalen Ende der Retinula noch an der Bildung des Rhabdoms beteiligt, konnte ich nicht feststellen. Soweit ich die Zellgrenzen erkennen konnte (proximal bis in die Nähe des 8. Kerns), beteiligen sich nur 7 Zellen an der Bildung des Rhabdoms. Das Rhabdom (Fig. 3D) ist ein Stab, der in seiner ganzen Länge den gleichen Durchmesser hat. Seine Achse hatte sich nicht gefärbt. Entsprechend der Bildung durch 7 Zellen ist es oberflächlich gerieft (Fig. 3D). Ein heller Hof umgibt das Rhabdom. In diesem konnte ich die Andeutung einer radiären Strahlung erkennen. Die Kerne enthalten nur wenig Chromatin und sind daher nicht leicht zu sehen. Nur bei Vorfärbung mit Bordeauxrot konnte ich sie zählen. In ihrer ganzen Länge sind die Zellen der Retinula pigmentiert. Das Pigment ist hauptsächlich an der Peripherie der Zellen angeordnet (Fig. 3D), in perlschnurförmigen Reihen (Fig. 2). Die distalen Zellenden sind bis in die Höhe des 8. Kerns dicht erfüllt von dunklerem Pigment.

Die Hauptpigmentzellen führen schwarzbraunes Pigment. Es ist viel widerstandsfähiger als das der Nebenpigment- und Sehzellen, das gelbbraun ist. Zu jedem Ommatidium gehören 2 Zellen. Proximal reichen sie bis an das Rhabdom heran. Sie berühren hier eng die Retinulazellen, die sich teilweise ein wenig zwischen ihnen einschieben. Distal reichen die Hauptpigmentzellen etwas über die Mitte des Krystallkegels. Sie schließen sich zu einem Trichter zusammen, der sich vollkommen dem Krystallkegel anschmiegt. Ein kleines Loch in der Spitze des Trichters läßt den Krystallkegel durchtreten (Fig. 3B). Die bohnenförmigen, großen Kerne liegen in

Höhe der Krystallkegelspitze (Fig. 3C). Die Nebenzellen reichen von der Cornea bis zur Retinula. In ihrem proximalen Teile ist das Pigment dichter angehäuft; dort werden Lichtstrahlen, die zwischen den Hauptzellen durchtreten könnten, absorbiert. Besonders gut sind also die einzelnen Ommatiden an der Krystallkegelspitze isoliert. Jeder Krystallkegel ist von einem Kranz von 18 Zellen umgeben. Diese erzeugen auf Querschnitten ein Netz. In jeder Masche desselben ist ein Krystallkegel eingebettet. Die Anzahl der Zellen, welche zu einem Ommatidium gehören, schwankt zwischen 17 und 19. Dies ist durch geringe Verschiebungen bedingt. Man wird annehmen dürfen, daß jeder Kegel von 18 Pigmentzellen umgeben ist.

Wie Fig. 1 zeigt, sind die Ommatidien an verschiedenen Stellen des Auges verschieden lang. Ich habe folgende Maße gefunden:

	Länge des Ommatidiums	Krystallkegel Krystallkegelzellen
Augenmitte mehr nach dem caudalen Rand (Fig. 1)	216	48
rostral	168	36
dorsal	115	34
Breite der Retinula		12
Corneafacette breit		24
Corneafacette tief		21

Daß Differenzierungen im Facettenauge im engsten Zusammenhange mit biologischen Verhältnissen stehen, ist vielfach nachgewiesen, so von CHUN für viele Tiefseekrebse. DEMOLL untersuchte besonders eingehend *Squilla mantis*. ZIMMER, DIETRICH und BEDAU beschreiben solche Differenzierungen bei Insectenaugen. In BREHM'S Tierleben wird von *Panorpa* berichtet, daß sie, kühn und frech, selbst größere Wasserjungfern anfällt. Im Gebüsch oder Gras sitzt sie meist ruhig, auf Beute lauernd. Ihre Färbung schützt sie in hohem Maße davor, entdeckt zu werden. Wird sie aufgescheucht, so fliegt sie nicht hoch auf, sondern huscht nur wenig weiter, um sich besser zu verbergen. Man kann ihr ziemlich nahe kommen, bevor sie sich rührt. Nähert man ihr langsam das Netz, so bleibt sie ruhig sitzen. Man wird daher annehmen dürfen, daß sie nur auf nahe Entfernungen deutlich sieht. Entsprechend der Krümmung der Cornea divergieren in dorso-ventraler Richtung die Facettenglieder weniger als senkrecht dazu. Das Sehfeld des Ommatidiums

ist also kleiner, das Gesamtbild schärfer. In rostro-caudaler Richtung (Fig. 1) divergieren die Ommatidien der Augenmitte ebenfalls weniger; auch hier wird das Bild schärfer. Groß ist die Divergenz im rostralen und besonders im caudalen Drittel des Auges. Dadurch wird der Sehwinkel des Gesamtauges bedeutend vergrößert. Er beträgt etwa 180° . Das erzeugte Bild ist aber in den Zonen mit starker Divergenz undeutlich und verzerrt. Besonders ist dies im caudalen Teil der Fall, wo die Facetten auch noch schief zur Cornea gestellt sind. Mit der Augenmitte sieht das Tier scharf, hiermit kann es fixieren. Die Ränder sind besser geeignet Bewegungen wahrzunehmen, da ein Gegenstand dort weniger Ommatidien gleichzeitig erregt und bei seiner Bewegung der Wechsel in den erregten Ommatidien viel rascher vor sich geht. DEMOLL hat dies eingehend bei *Squilla mantis* untersucht. Man kann auch leicht an den Tieren beobachten, wie sie sich drehen und wenden, wenn man ihnen einen Gegenstand nähert. Die Erklärung, daß sie mit der Augenmitte fixieren wollen, liegt nahe. EXNER weist darauf hin, daß die Beeinträchtigung durch Verzerrung an den Randgebieten nicht sehr groß ist. Das Tier sieht hier ja immer alle Gegenstände verzerrt, Es ist also daran gewöhnt und erkennt die Erscheinungen trotz der Verzerrung. Die beiden Augen neigen nach vorn etwas zusammen. In geringer Entfernung vor dem Kopfe besteht eine Zone, von der aus beide Augen erregt werden. Dieses binoculäre Sehen ermöglicht leichter, die Entfernung eines Gegenstandes zu erkennen, was biologisch von hoher Bedeutung ist. Das Tier stürzt sich von seinem Versteck aus auf die Beute. Es muß die Entfernung abschätzen können.

2. Neuroptera.

a) *Sialidae*

b) *Megaloptera*.

a) *Sialidae*.

Es wurden untersucht:

Raphidia ophiopsis SCHUM.

Sialis lutaria L.

Raphidia ophiopsis SCHUM.

(Fig. 4, 4A—C.)

Das Auge hat die Form einer Ellipse. Doch unterscheiden sich deren beide Durchmesser nicht beträchtlich. Auch hier gilt, was

bei *Panorpa* über den Bau des Gesamtauges gesagt ist. Das Loch im Boden der Chitinkapsel, in die das Auge eingebettet ist, wird von der Basalmembran geschlossen. Die Nervenbündelschicht ist wie bei *Panorpa* proximal von einer Membran begrenzt, ebenso sind die Ganglien von einer Membran umhüllt.

Die Cornealinse färbt sich nicht gleichmäßig (Fig. 4). Nach außen grenzt sich eine ungefärbte dünne Schicht ab, die stark lichtbrechend ist. Darunter folgt eine geschichtete Masse. Die unterste Lage färbt sich stark. Die Linse ist bikonvex; nach innen ist die Wölbung nur wenig stärker als nach außen. Die Krystallkegelzellen schmiegen sich eng der inneren Wölbung an. Ihre distale Begrenzung bildet einen flachen Becher. Die Kerne der Zellen sind groß, bläschenförmig und enthalten wenig Chromatin. Der Krystallkegel ist stark lichtbrechend und resistent. Ein dunkel sich färbender Kern ist von einem kaum gefärbten hellen Hof umgeben. Die Krystallkegelhülle, die Wand der ursprünglichen Krystallkegelzellen, ist derb und färbt sich stark. Proximal verlängert sie sich in einen Faden, der bis zum Rhabdom reicht.

Die Retinula ist ziemlich schlank, von der Krystallkegelspitze bis zur Basalmembran nahezu gleichmäßig dick. 7 Kerne liegen am distalen Ende der Retinula, der 8. am proximalen, dicht über der Basalmembran. 7 Zellen sind in der ganzen Länge der Retinula vorhanden. Die 8. schiebt sich erst kurz über der Basalmembran zwischen die anderen ein (Fig. 4B). Sie ist kurz, besitzt einen großen Umfang, wie der Querschnitt zeigt, ist also blasenförmig. Jede Retinula besitzt 2 Rhabdome, die ganz verschieden gestaltet sind. Das eine ist ein Stab, dessen Querschnitt kreisrund ist. Es reicht von der Krystallkegelspitze bis nahezu an die Basalmembran heran. Das andere, Nebenrhabdom, besitzt etwa $\frac{1}{4}$ der Gesamtlänge der Retinula. Es gehört der proximalen Hälfte der Retinula an und reicht etwa bis zur Mitte derselben. Es färbt sich weniger stark, sein Querschnitt ist 3lappig. Es besteht aus 3 Leisten, die in der Achse der Retinula zusammenstoßen. An seiner Bildung sind wohl 4 Zellen beteiligt. 2 von diesen beteiligen sich gleichzeitig am stabförmigen Rhabdom. Dieses wird also im Bereiche des 3lappigen Rhabdoms von 5 Zellen gebildet. Proximal sowie distal von letzteren nehmen alle 7 Zellen an der Bildung des stabförmigen Rhabdoms teil. Soweit das Nebenrhabdom ausgebildet ist, ist die Retinula vollständig frei von Pigment. Distal sowohl wie proximal davon ist die Retinula dicht mit Pigment erfüllt.

Bemerkenswert ist diese Zwischenstellung des vorliegenden Auges. 2 Rhabdome sind in jeder Retinula vorhanden. Eines derselben ist stabförmig. Diese Form findet sich häufig bei Appositionsaugen (vgl. *Panorpa*). Das andere trägt den Charakter des Superpositionsauges an sich. Bei ihm drängt sich ein Vergleich mit den noch zu beschreibenden Megalopteren auf. Ergänzen wir das Bild, welches der Querschnitt liefert, durch sein Spiegelbild, so erhalten wir eine 6strahlige Figur, die sich kaum vom Querschnitt eines Rhabdoms der Megalopteren unterscheidet. Das vorliegende Gebilde ist also die Hälfte eines Rhabdoms, wie es die Megalopteren besitzen.

Die Hauptpigmentzellen enthalten kein Pigment. Von Plasma ist kaum etwas zu sehen. Die Kerne liegen dem distalen Ende des Krystallkegels genähert, der Krystallkegelhülle dicht an. Ein Kranz von 12 Nebenzellen umgibt das einzelne Omma, doch so, daß die Zellen auch den 6 benachbarten Ommatidien zugehören. Die Nebenzellen reichen bis an das distale Ende der Retinula.

Sialis lutaria L.

(Fig. 5—8.)

Der Umfang des Auges ist eine Ellipse, deren Längsachse beträchtlich länger als die Querachse ist. Eine Differenzierung des Auges wie bei *Panorpa* fehlt hier. Zu erwähnen ist ein Organ, das am caudalen Rand des Auges gelegen, mit diesem in Beziehung steht. Auf seinen Bau möchte ich später zurückkommen (siehe unten: pigmentiertes Organ). Die Cornea färbt sich einheitlich (Fig. 6). Jede Facette bildet eine bikonvexe Linse. Die Krümmung beider Begrenzungsflächen ist gleich stark. An jede Facette setzt sich innen ein geschichteter Fortsatz an, der schwach gefärbt ist, ein *Processus corneae*, wie JOHNS ähnliche Gebilde bei Schmetterlingen nennt. Auch KIRCHHOFFER hat solche bei Käfern gefunden. Doch fehlt dort, wo sie vorhanden, der Krystallkegel. Eine Trennung zwischen eigentlicher Facette und *Processus* ist nicht zu erkennen. Nur die verschiedene Färbung unterscheidet beide, ganz entsprechend dem Verhalten der Cornea bei vielen Tieren, an der man durch die Färbung 2 Lagen unterscheiden kann. Der *Processus* ist von einer Membran umhüllt, die herunterzieht zu den Krystallzellkernen. Eine Zusammensetzung aus Segmenten, entsprechend der bei Krystallkegeln, konnte ich nicht erkennen. Man wird annehmen dürfen, daß

der Processus eine äußere Abscheidung der Krystallzellen ist, während der Krystallkegel ein Plasmaprodukt im Innern der Zellen ist. Zwischen den Processus bilden die Nebenzellen, die bis an die Cornea reichen, ein Rahmenwerk. Die Krystallzellkerne sind sehr klein und in den randlichen Spaltraum verdrängt, den zwischen Processus und Krystallkegel die Krystallkegelzellen einnehmen. Sie enthalten wenig Chromatin. Die Krystallkegel sind klein, aber resistent und stark lichtbrechend, im Gegensatz zum Processus. Die Krystallkegelhülle ist zart und hebt sich immer beträchtlich vom Kegelkern abgehoben. Sie verjüngt sich in eine Spitze, die sich in die Retinula einsenkt.

In gleichförmiger Ausbildung und Dicke reicht die Retinula von der Krystallkegelspitze bis zur Basalmembran. Wieviel Zellen sich an ihrer Bildung beteiligen, konnte ich leider nicht feststellen, da Zellgrenzen nicht zu sehen waren. Die Kerne konnte ich nicht zählen, da es mir nicht gelungen ist, vollständige Querschnittserien herzustellen. Am distalen Ende fand ich eine Anzahl (vermutlich 7) Kerne beisammen. Ein weiterer Kern liegt etwas unter der Mitte der Retinula. Das Rhabdom ist in seiner ganzen Länge, von der Krystallkegelspitze bis zur Basalmembran, gleichmäßig ausgebildet. Die Sehzellen sind in ihrer ganzen Länge, jedoch nicht sehr stark, pigmentiert. Das Pigment ist in den Zellen peripher angeordnet, wie bei *Panorpa*.

Von den Hauptpigmentzellen sind nur die Kerne zu sehen, die etwa in der Mitte des Krystallkegels dessen Hülle dicht anliegen. Die Nebenzellen zeigen, wie bemerkt, auf Querschnitten eine netzartige Anordnung. Jeder Krystallkegel ist von einem Kranz von 12 Zellen umgeben. Sie reichen noch proximal etwas über die Zone hinaus, in der die Kerne der Retinula liegen. Ihre Kerne sind oval und liegen längs des Krystallkegels etwas zerstreut. Sie isolieren jedes Facettenglied vollständig, von der Cornea bis zur Krystallkegelspitze.

Pigmentiertes Organ.

Auf dem Frontalschnitt (Fig. 5) erkennen wir die Lage des Organs und seine Beziehung zum Auge. Fig. 7 stellt das Organ allein dar. Es besteht in seiner Hauptmasse aus großen, birnförmigen Zellen, die dicht erfüllt sind von Pigment. Ihre Kerne sind nahezu kugelförmig und enthalten wenig Chromatin, meist ein größeres Korn und einige kleinere. Jede Zelle verlängert sich an ihrem

spitzeren Ende in einen faserigen Fortsatz. Diese Fortsätze der Zellen vereinigen sich zu Bündeln (Fig. 8). Aus Mangel an Material — ich hatte schon alles geschnitten, als ich auf das Gebilde aufmerksam wurde — war es mir nicht möglich, zu sehen, wohin diese Bündel verlaufen, vermutlich zum Ganglion opticum. Auch konnte ich nicht feststellen, wie weit die Fortsätze der einzelnen Zellen in den Bündeln reichen. Im ganzen konnte ich 4 solche Faserbündel feststellen. Ein Nerv, der vom Ganglion opticum kommend, in das Organ eintritt, scheint mit diesen Faserbündeln in Verbindung zu stehen (Fig. 7). Die Faserbündel sind der dem Auge abgewandten Oberfläche des Organs genähert. Zahlreiche, zum Teil recht große Tracheen treten an das Organ heran. Sie lassen um die dem Auge abgewandte Oberfläche ein dichtes Flechtwerk feiner Tracheen entstehen. An manchen Stellen sah ich Tracheen ins Innere des Organs eintreten. Sie waren aber nicht weiter zu verfolgen. Ob sie sich verzweigen, so daß ganz dünne Röhrchen zwischen den Zellen verlaufen, konnte ich nicht feststellen. Auch in die Faserbündel treten Tracheen ein. Zwischen den pigmentierten Zellen findet sich wenig Bindegewebe. Das Organ ist von solchem umhüllt. Außer den Kernen der großen pigmentierten Zellen sieht man auch solche von ovaler Form und Struktur wie bei den anderen Zellen. Wahrscheinlich gehören sie den Bindegewebszellen an. Bei Betrachtung eines Querschnitts fallen 2 quer getroffene Kanäle auf; deren Lumen ist erfüllt von einer Masse, die sich färberisch genau verhält wie die Krystallkegel (Fig. 8). (Auch auf Längsschnitten Fig. 7 war schon ein solcher getroffen.) Die Kanäle reichen in das Auge herein bis nahe an die Cornea und beginnen etwa in Höhe der Basalmembran des Auges. 2 der oben erwähnten Faserbündel verlaufen dicht neben diesen Kanälen. Sie hören, gegen die Cornea des Auges zu, in gleicher Höhe mit den Kanälen auf. Im Auge finden sich in der Umgebung der 2 Kanäle und distal bis an die Cornea ebenfalls pigmentierte Zellen. Diese nehmen eine Zwischenstellung ein zwischen den Zellen des Organs und den Nebenzellen. Ihre Form gleicht mehr der der Orgazellen. Die Kerne dagegen unterscheiden sich kaum von denen der Nebenzellen. Über die Funktion des Organs wage ich vorerst nichts auszusagen.

b) *Megaloptera*.

Es wurden untersucht:

Chrysopa vulgaris SCHNEID.

Chrysopa perla L.

Chrysopa phyllochroma WASM.

Osmylus chrysops L.

Myrmeleon formicarius L.

Ascalaphus macaronius SCOP.

Chrysopa vulgaris.

(Fig. 9, 10, 10A—H.)

Die äußere Form der Augen ist eine vollkommene Halbkugel. Durch ihre Größe und dunkle Farbe fallen sie sofort am hellgefarbten Kopfe auf. Die Basis der Augen geht der Sagittalebene des Kopfes nahezu parallel, nur wenig neigt sie rostral der Mitte des Kopfes zu. Fig. 9 zeigt einen Querschnitt des Kopfes. Die Cornea bildet eine Kugelschale. Von ihrem Rand springt eine Chitinlamelle gegen den Mittelpunkt vor. In der Mitte läßt sie einen kleinen Kreis frei. An dem inneren, freien Rande der Chitinlamelle setzt sich die Basalmembran an, die konzentrisch zur Cornea gewölbt ist. Sie verschließt so das Loch in der Chitinlamelle. Wie die Radien einer Kugel strahlen die Ommatidien mit gleicher Divergenz von der Basalmembran gegen die Cornea aus. In der Nervenbündelschicht, die auch hier proximal durch eine Membran begrenzt wird, liegt neben jedem Nervenbündel, das als Fortsetzung einer Retinula durch ein Loch in der Basalmembran durchtritt, ein Kern. Dieses Verhalten gilt für alle untersuchten Megalopteren. Bei *Ascalaphus*, wo die Tracheen sich gut als solche erkennen lassen, konnte ich feststellen, daß diese Kerne den Tracheen angehören. Das 1. Ganglion opticum liegt zum größten Teil in dem Gewölbe der Basalmembran. Es wird von einer Membran gegen das Auge abgegrenzt.

Die Cornealinse besteht aus 2 Lagen, die sich beim Schneiden häufig voneinander trennen. Die äußere bikonvexe Lage ist sehr resistent und färbt sich mit Eisenhämatoxylin tiefdunkel, während die geschichtete Lage darunter hell bleibt. Sie ist distal wenig konvex, proximal nahezu plan. Die Krystallkegel sind äußerst resistent. Vielfach sind sie beim Schneiden in ihre 4 Segmente

zersprengt. Gelegentlich wurde ein Kegel bis in die Mitte des Auges mitgerissen, bevor er durchschnitten ward. Bei Färbung mit DELAFIELD's Hämatoxylin nimmt der Krystallkegel keinen einheitlichen Farbenton an. Von seiner Achse nach der Peripherie stufen sich zahlreiche Zonen durch ihre verschieden starke Färbung ab. Darin spricht sich deutlich der Aufbau des Kegels aus Schichten verschiedener Dichtigkeit aus. Die 4 Krystallkegelzellen führen kaum Plasma. Die Kerne sind abgeplattet und liegen der flachen Kegelbasis auf. Die Krystallkegelhülle ist ziemlich dick. Sie färbt sich wie der Kern des Krystallkegels schwarz. Gelegentlich wurde sie beim Schneiden vom Kern abgestreift, behielt aber dabei ihre Gestalt. Zwischen ihr und dem Kern findet sich eine helle Zone. Daß sie aus weicher Substanz besteht, geht aus der Lostrennung von Kern und Hülle hervor. Die Krystallkegelhülle spitzt sich proximal zu und zieht sich in einen langen Faden aus. Seine Zusammensetzung aus 4 Segmenten kann man ziemlich weit proximalwärts verfolgen (Fig. 10B). Auf tieferen Querschnitten sieht man dann ein Kreischen mit ungefärbter Mitte. Noch im distalen Teil der Kernanschwellung der Retinula konnte ich dieses Kreischen erkennen. Das Plasma der umgebenden Retinulazellen hebt sich dagegen durch seine dunkel gefärbten Körner ab. Die ursprünglichen Krystallkegelzellen sind also sehr lang, bilden aber nur in ihrem distalen Teil den eigentlichen Kegel aus. KIRCHHOFFER beschreibt bei Cicindeliden und einigen anderen Käfern auch eine Verlängerung des Krystallkegels. Allerdings hat sie dort eine etwas andere Form. Sосhwilt bei Carabiden, Dytisciden und *Gyrinus* der Teil, der sich in die Retinula einsenkt, kolbenartig an. CHUN nennt diesen Verbindungsfaden von Krystallkegel und Rhabdom den Achsenfaden und nimmt an, daß es ein Bündel der sehr verdünnten Retinulazellkörper ist. Bei den Sergestiden betrachtet er den Faden als Verlängerung des Krystallkegels. GRENACHER und PARKER rechnen ihn ebenfalls dem Krystallkegel zu. HESSE sagt, daß es schwierig sei festzustellen, wo der Krystallkegel aufhöre und die Retinula anfangе, sonst wären nicht Beobachter wie LEYDIG und SCHULTZE hierüber zu entgegengesetzten Ansichten gekommen. Bei den Megalopteren nun glaube ich feststellen zu können, daß es der Krystallkegel ist, der sich in einen Faden auszieht, welcher sich mehr oder weniger tief in die Kernanschwellung der Retinula einsenkt.

Die Retinula gliedert sich in Kernanschwellung und Rhabdom-

teil. Zwischen diesen beiden zeigt sich eine leichte Einschnürung. Nur proximal vom Rhabdom enthalten die Retinulazellen Pigment. Eigenartig reizvoll sind die Bilder, welche man auf Längsschnitten erhält (Fig. 10). Die Grundsubstanz des Plasmas färbt sich kaum. Sie ist aber dicht erfüllt von Körnern, die wie das Chromatin der Kerne gefärbt sind. Diese Körner halten den Farbstoff noch fester als das Chromatin, denn letzteres kann man entfärben, ohne daß sich die Körner merklich bleichen. Auch mit DELAFIELD's Hämatoxylin färben sie sich, doch etwas weniger als das Chromatin. Methylenblau und Säurefuchsin färben sie nicht. KIRCHHOFFER erwähnt von einigen Käfern (*Trichius*, *Cetonia*, *Geotrupes*) ein ähnliches Verhalten des Plasmas. In jeder Retinula habe ich 8 Kerne gezählt. 7 liegen in einer Anschwellung der Retinula beisammen, der 8. am distalen Ende des Rhabdoms. Das Chromatin der Kerne liegt zusammengeballt, umgeben von einem hellen Hof. Die Vorfärbung mit Bordeauxrot ermöglichte mir die Zellgrenzen zu erkennen. Sie färbten sich wie das Rhabdom rot. In der Kernanschwellung kann man 7 Zellen erkennen (Fig. 10C). Diese endigen distal etwa auf gleicher Höhe. Verfolgt man die Retinula auf Querschnitten in proximaler Richtung, so sieht man sie etwas kleiner werden infolge der Einschnürung der Retinula über dem Rhabdomteil. Das Plasma wird etwas heller, da weniger Körner vorhanden sind. In Höhe der Linie *D* Fig. 10 stellt sich die 8. Zelle ein. Die Körner ihres Plasmas sind etwas kleiner und zahlreicher. Dadurch unterscheidet sie sich von den übrigen Zellen (Fig. 10D). Auf noch tieferen Querschnitten besteht die ganze Mitte der Retinula aus einem Gewirr von Fasern (Fig. 10), die sich von einer fast ungefärbten Grundmasse abheben. Umhüllt ist dieses Gebilde von einem dünnen Plasmabeleg, in welchem der 8. Kern liegt. Eine Lamelle mit körniger Struktur (diese ist ähnlich wie sie oben für die 8. Zelle beschrieben wurde) springt vom Plasmabeleg ins Innere vor. Dies ist die 8. Zelle. Sie beteiligt sich auch noch ein wenig an der peripheren Plasmumhüllung. Wie Fig. 10E zeigt, verlaufen die Fasern von der Lamelle zum peripheren Plasmabeleg. Verfolgt man das Gebilde auf tieferen Schnitten, so sieht man das Rhabdom von einer Seite her zuerst auftreten und zwar entgegengesetzt der Stelle, von der aus die Lamelle vorspringt. Die Lamelle verkürzt sich mehr und mehr, bis schließlich das Rhabdom die ganze Retinula erfüllt. Der Längsschnitt links in Fig. 10 zeigt, wie das beschriebene Gebilde dem Rhabdom aufsitzt. Im Ommatidium rechts ist die Lamelle ge-

treffen. Ich betrachte das Gebilde als Rhabdomer der 8. Zelle, die sich unter der Kernanschwellung allmählich zwischen die übrigen einschiebt und am Anfang des Rhabdoms wieder aufhört. Der Kern liegt in dem Teil der Zelle, der sich an dem peripheren Plasma-beleg beteiligt. Die Retinulae sind im Bereich dieses Rhabdomers durch Plasmabrücken untereinander verbunden. Durch die dabei freibleibenden Interzellularräume setzen sich die Nebenzellen durch. Auf Querschnitten (Fig. 10E) konnte ich diese nicht wahrnehmen; da sie äußerst dünn sind, könnten sie sich den Retinulae angeschnitten haben, so daß sie nicht von diesen zu unterscheiden sind. Auf Längsschnitten dagegen kann man sehen, daß sie bis zur Basalmembran reichen. Zur Kontrolle fixierte ich auch mit FLEMMING'scher Lösung. Das Rhabdomer färbt sich dann fast gleichmäßig, läßt eine Streifung nur vermuten, unterscheidet sich aber scharf durch seine Färbung vom eigentlichen Rhabdom.

Das Rhabdom ist konisch. Distal ziemlich breit, verjüngt es sich proximal und endet in einiger Entfernung über der Basalmembran. Sein Querschnitt ist im distalen Teil 6strahlig. Vielfach zeigte einer der Strahlen eine Verbreiterung mit schwacher Einkerbung (Fig. 10F). Dies ist eine Andeutung des 7. Rhabdomers. Die 7. Zelle scheidet also im Bereich des Rhabdoms aus der Retinula aus, sie ist nur distal entwickelt. Ob sie sich in eine Nervenfasern fortsetzt, vermag ich nicht zu sagen. Proximal werden die Einkerbungen des Rhabdoms schwächer, der Querschnitt nahezu kreisförmig. An manchen Präparaten zeigt das Rhabdom Spalträume, die sich weniger färben. Gewöhnlich erhielt ich bei bestimmter Differenzierung ein Bild, wie Fig. 10F u. G es zeigen. Von einer dunklen Mittellamelle in jedem Strahl geht eine feine Streifung aus. In der Achse, wo die Retinulazellen zusammenstoßen, besteht ein feiner Interzellularraum. Vielleicht rührt er von einer geringen Schrumpfung her.

Es ist ein Tracheentapetum vorhanden. Tracheen dringen durch die Basalmembran ein, mit den Nervenfasern, und verzweigen sich teilweise erst im Auge. Je 6 bilden eine Scheide um den Rhabdomteil der Retinula. Auf Längsschnitten ist von den Tracheen kaum etwas zu sehen. Man sieht sie auch nicht durch die Basalmembran durchtreten. Um so überraschender wirken Querschnitte (Fig. 10G u. H). Jede Retinula hat einen sternförmigen Querschnitt, entsprechend dem 6strahligen Rhabdom. Um jede Ausbuchtung legt sich ein bohnenförmiges Gebilde. Benachbarte berühren sich nahezu,

so stellen sie zusammen eine bis auf einige Spalten geschlossene Hülle um die Retinula her, sich deren Ausbuchtungen anschmiegend. Was sollen diese Gebilde bedeuten? Diese Frage konnte ich erst bei *Osmylus* und noch besser bei *Myrmeleon* beantworten; denn dort kann man den Durchtritt der Tracheen durch die Basalmembran verfolgen. Bei *Chrysopa* ließ sich nur vermuten, daß es sich um Tracheen handelt. Verfolgt man die Querschnitte, so werden die Gebilde kleiner bei Annäherung an die Basalmembran. Schließlich sind sie überhaupt nicht mehr zu sehen. Eine diffuse Helligkeit, ein glänzender Schimmer ist ihnen eigen. Sie besitzen eine hohe Lichtbrechung. Dicke Wände umhüllen einen spaltförmigen Hohlraum. Man sieht an den Wänden nur die äußere Begrenzung deutlich, die innere kaum. Daher erwecken die Gebilde den Anschein, als seien sie solide, wie DIETRICH dies annahm. Da die Wände ziemlich dick sind, klaffen die Tracheen auch ohne die gewöhnliche Spirale, die innerhalb des Auges fehlt. Diese Veränderung der Tracheenwände erhöht ihre Fähigkeit, alles Licht, welches aus dem Rhabdom austritt, diesem wieder zurückzustrahlen. Die Tracheen reichen distal bis nahezu an das Ende des Rhabdoms.

Über die Hauptpigmentzellen war mir folgende Notiz von HESSE bekannt: „Die beiden Hauptpigmentzellen der Insekten dagegen findet GRENACHER bei allen Arten mit Ausnahme von *Phryganea*, wo sie ihm entgangen seien; vielleicht sind sie dort so unbedeutend wie bei *Chrysopa perla*, wo ich die beiden zugehörigen Kerne regelmäßig am Kristallkegel in der Nähe seiner proximalen Spitze finde.“ Ich suchte an der Stelle, konnte aber nichts finden. Auf Querschnitten wurde ich zuerst auf die Hauptpigmentzellen aufmerksam. Sind solche direkt unter der Cornea geführt, so müssen bei einiger Aufmerksamkeit an 2 entgegengesetzten Stellen des Krystallkegels 2 dunkel gefärbte Höckerchen auffallen (Fig. 10A). Dies sind die Kerne der Hauptpigmentzellen, wie ich denn auf Längsschnitten mit Sicherheit erkannte. Auf diesen findet man die Kerne nur, wenn man weiß, wo sie liegen: denn sie sind sehr flach, färben sich wie die Krystallkegelhülle schwarzblau und schmiegen sich dieser vollkommen an. Nur ein ganz geringer Plasmarest umgibt sie. Pigment enthalten sie keines. Mit dem proximalen Ende der Kerne hören die Zellen auf. Distal reichen sie an die Cornea heran (Fig. 10). Jedes Ommatidium ist von einem Kranz von 12 Nebepigmentzellen umgeben. Diese gehören aber zugleich den 6 benachbarten Ommatidien an. Sie reichen an der Cornea bis zur

Basalmembran. Distal enthalten sie das Irispigment, proximal das Retinapigment. Die Zellen sitzen der Cornea mit sockelförmigem Fuße auf. Zwischen den Krystallkegeln werden sie schmaler, schwellen aber an deren Spitze wieder stark an. Zwischen dem Krystallkegelfaden und dem Kranz der Pigmentzellen bleibt schließlich kein Zwischenraum mehr. So ist der ganze Raum zwischen den Krystallkegeln und den distalen Enden der Retinulae von den Pigmentzellen ausgefüllt. Nur die äußerst dünnen Krystallkegelfäden durchsetzen diese Füllmasse. Wo das Rhabdom beginnt, werden die Pigmentzellen sehr dünn. Fadenförmig ziehen sie zwischen den Tracheen zur Basalmembran herab, der sie wieder mit verbreitertem Fuße aufsitzen. Nur ganz am proximalen Ende enthalten sie wenig Pigment. Das Irispigment reicht bei Dunkelstellung von der Cornea bis zur Krystallkegelspitze; bei Lichtstellung von der Krystallkegelspitze bis zum Rhabdomteil der Retinula. Die Kerne der Nebenzellen sind lang oval mit kleinem Querschnitt. Sie liegen in Höhe der Krystallkegelspitze. Auf Längsschnitten sieht man in den Pigmentzellen dunkel gefärbte Fasern, die proximal bis in die Gegend des Rhabdoms reichen. Auf Querschnitten sind sie durch dunkle Punkte markiert, in jeder Zelle eine. Es werden wohl Stützfasern sein.

Chrysopa phyllochroma Wasm.

(Fig. 11, 11A—D.)

Das Ommatidium ist etwas schlanker gebaut. Das isolierte 8. Rhabdomer ist kleiner und hebt sich weniger scharf ab. Immer ist es vollkommen homogen gefärbt. Die Ausbildung eines 7. Strahles am distalen Rhabdomende ist etwas deutlicher. Auf die Verschiebung der Kernanschwellung (Fig. 11) möchte ich später zurückkommen. Auf Querschnitten durch das Rhabdomende sind nur 6 Zellen sichtbar. Es setzen sich nur die 6 Retinulazellen, welche das Rhabdom bilden, in Nervenfasern fort. Das Netzwerk, welches jedes Omma umrahmt (Fig. 11D), wird von den Enden der Nebenzellen gebildet. Bei *Myrmeleon* ist diese Erscheinung viel deutlicher, ich möchte dort näher darauf eingehen. Im übrigen gleicht das Auge vollkommen dem von *Chrysopa vulgaris*.

Chrysopa perla L.

Die Retinula reicht weiter distal; der Faden des Krystallkegels ist entsprechend kürzer. Das 8. Rhabdomer ist kaum ausgeprägt. Das Chromatin der Kerne ist nicht zusammengeballt, sondern in kleinen Körnern im ganzen Kern verteilt.

Osmylus chrysops L.

(Fig. 12, 12A—C.)

Das Auge ist dem von *Chrysopa* sehr ähnlich. Eine eingehende Beschreibung ist daher überflüssig. Die äußere Form des Gesamt- auges ist genau gleich; das Auge ist nur wenig größer. Während der Krystallkegel bei *Chrysopa* in seiner ganzen Länge fast gleich dick ist, um sich dann plötzlich zu verjüngen, nähert er sich hier mehr der Kegelform und ist verhältnismäßig kleiner. Die Kerne der Hauptpigmentzellen liegen weiter proximal. Soweit ich es erkennen konnte, reichen die Zellen nicht an die Cornea heran. Die Retinula besteht aus 8 Zellen. Da die Zellgrenzen deutlich sind, konnte ich die Gestalt der 8. Zelle leicht feststellen. Selbst auf Längsschnitten kann man ihre Form erkennen (Fig. 12). Sie liegt auch hier am distalen Ende des Rhabdoms. An ihrer breitesten Stelle, da wo der Kern liegt, stößt sie in der Achse der Retinula mit den übrigen Zellen zusammen. Von der Rhabdombildung ist sie ausgeschlossen und bildet auch, im Gegensatz zu *Chrysopa*, kein isoliertes Rhabdomer. Die Kernanschwellung, in der die übrigen Zellkerne beisammen liegen, liegt weiter distal als bei *Chrysopa*. Die Retinula ist zwischen ihr und dem rhabdombildenden Teil dünner. Das Chromatin der Kerne ist zu einer Kugel zusammengeballt. Zwischen Chromatinmasse und Kernmembran liegt ein vollständig ungefärbter Hof. Das Plasma ist weniger dicht mit den dunklen Körnern angefüllt als bei *Chrysopa*. Diese sind außerdem kleiner. Das Rhabdom ist kleiner und spindelförmig. Distal verlängert es sich in eine feine Spitze. An seiner Bildung ist auch die 7. Zelle in der ganzen Länge des Rhabdoms beteiligt, doch ist sie schon reduziert. Fig. 12B zeigt 7 vollwertige Strahlen. Meist sind es nur 6 Strahlen, und einer von ihnen gabelt sich peripher in 2 Äste. Dies wird durch die 7. Zelle bedingt, die also nicht bis an die Achse des Rhabdoms heranreicht. Die Struktur des Rhabdoms, welche Fig. 12B zeigt, entspricht einer ganz bestimmten Differenzierung in

der Färbung des Präparats. Gewöhnlich färbt sich das Rhabdom gleichmäßig.

Das Tracheentapetum unterscheidet sich weitgehend von dem der übrigen Megalopteren, bei welchen jede Retinula von 6 Tracheen eingehüllt ist. Hier ist die Zahl der Tracheen viel größer. Auch sind sie nicht regelmäßig angeordnet. Ihr Querschnitt ist kreisförmig. Die Wände sind dünn und wenig lichtbrechend. Sie erfüllen die Zwischenräume zwischen den einzelnen Ommatidien und reichen nicht ganz bis an das distale Ende des Rhabdoms. Hier werden also zahlreiche, weniger gut ausgebildete und unregelmäßig verteilte Tracheen angewendet, um die Isolation zu erzielen. Querschnitte über der Basalmembran zeigten mir, wie sich die Tracheen vereinigen. Waren auf einem Querschnitt 2 solche nahe beisammen, so konnte man bei tiefer Einstellung sehen, wie sich die 2 Kreise zu einem vereinigten. Durch die Basalmembran treten neben jeder Retinula meist nur wenige Tracheen ein, um sich innerhalb des Auges zu verzweigen. Die Verhältnisse liegen also etwa so wie bei manchen Libellen.

Die Nebenzellen reichen von der Cornea bis zur Basalmembran. Wieviel Retinulazellen durch die Basalmembran durchtreten ist schwer festzustellen. Meist zählte ich 7, gelegentlich auch 8. Die Zellgrenzen sind schlecht sichtbar. Außerdem sind bei manchen Zellen die Querschnitte sehr klein.

Myrmeleon formicarius L.

(Fig. 13, 13A—L.)

Das Auge ist wie bei *Chrysopa* und *Osmylus* eine Halbkugel, doch beträchtlich größer als bei den genannten Formen. Das Ommatidium ist viel länger. Der Umfang desselben ist etwa so groß wie bei *Chrysopa* und *Osmylus*. Da die Oberfläche des Auges größer ist, können somit weit mehr Ommatidien im Auge Platz finden. Dadurch wird die Sehtüchtigkeit des Auges erhöht. Die Kernanschwellung der Retinula ist weniger plump. Die Kerne liegen in 2 Gruppen. In der distalen finden sich 4 Kerne, in der proximalen 3. Die Kerne sind länglich oval. Die Strecke zwischen Kernanschwellung und Rhabdom ist sehr lang, der Abstand des Rhabdoms vom Krystallkegel daher bedeutend. Am distalen Ende des Rhabdoms liegt der Kern der 8. Zelle. Diese bildet ein Rhabdomer, das sich gleichmäßig, aber weniger intensiv färbt als das eigentliche Rhabdom.

Zwischen Rhabdom und Rhabdomer ist keine Trennungslinie zu erkennen, unmerklich geht das eine in das andere über (Fig. 13 u. 13F). Das Rhabdom ist von einem Kanal durchsetzt. Es zeigt denselben 6strahligen Querschnitt, wie er für alle Megalopteren bezeichnend ist. Durch die Basalmembran treten 8 Zellen. Das Tapetum weicht ein wenig von dem bei *Chrysopa* gefundenen ab. Die Tracheen verhalten sich distal anders als proximal. Proximal bis zu $\frac{2}{3}$ ihrer Länge führen die Tracheen Chitinspiralen. Bei starker Vergrößerung kann man auf Längsschnitten die Streifung erkennen, welche die Spirale verursacht. Der Querschnitt einer solchen Trachee ist ein Halbring (Fig. 13H). Das eine Ende desselben ist in die Retinula eingelassen, das andere liegt auf dem Gewölbe der benachbarten Trachee auf, so daß sie sich wie Dachziegel teilweise überdecken. So wird ein vollständiger Lichtabschluß der Retinula in dieser Gegend erreicht. Bei *Chrysopa* waren noch enge Ritzen zwischen den einzelnen Tracheen vorhanden. Im distalen Teil der Trachee fehlt die Spirale. Dort weisen die Tracheen im Präparat meist kein Lumen auf und überdecken sich nicht (Fig. 13G). In dem proximalen Teil ist also das Rhabdom vorzüglich isoliert, im distalen weniger gut. Der Durchtritt der Tracheen durch die Basalmembran ist gut zu erkennen. Man sieht, wie sich dieselben zu größeren Stämmen sammeln. Die Kerne der Hauptpigmentzellen haben dieselbe Lage wie bei *Osmylus*. Die Nebepigmentzellen reichen von der Cornea bis zur Basalmembran. Sie sind häufig ein wenig geschrumpft. Ihr Plasma zeigt wenig Struktur, so daß man geneigt ist, an eine gallertige Beschaffenheit zu denken. In blaßrot gefärbter Grundmasse liegen einzelne stark dunkel gefärbte Körner (Eisenhämatoxylin, Vorfärbung mit Bordeauxrot). Soweit der Krystallkegel reicht, erzeugen die Nebepigmentzellen auf Querschnitten ein Netzwerk. Bis zur Kernanschwellung umrahmen je 12 Zellen einen Krystallkegel. Diese gehören gleichzeitig dem benachbarten Krystallkegel an (Fig. 13A—C). Wo der Krystallkegel sich verjüngt, werden die Nebepigmentzellen dicker. Sie füllen die Zwischenräume zwischen den Krystallkegelfäden vollkommen aus, für deren Durchtritt nur einen engen Kanal freilassend. Die Zellen zeigen sich im Querschnitt von geometrisch scharfen Linien begrenzt (Fig. 13C, E). In Höhe der Kernanschwellung sind die Zellen nicht scharf begrenzt. Zwischen ihnen treten Intercellularräume auf (Fig. 13D). Doch scheint mir, daß dies durch Schrumpfung verursacht ist. Zellgrenzen zwischen ihnen und den Retinulazellen sind nicht sichtbar.

Das Plasma der Retinulazellen erscheint jedoch im Präparat bläulich, das der Nebenzellen rötlich, sie heben sich so durch ihre Färbung gegeneinander ab. Proximal von der Kernanschwellung schließt sich um jede Retinula ein nur ihr zugehöriger Kranz von 6 Pigmentzellen zusammen (Fig. 13E). Unter den Pigmentzellen tritt also eine Verschiebung ein. Von den 12 Zellen, die distal ein Ommatidium umrahmen, scheiden 6 aus (sagen wir, die mit geraden Nummern) und schließen sich den benachbarten Ommatidien an. Die andern 6 (ungerade Nummern) schließen sich allein zu einem Kranz zusammen, der das Ommatidium umhüllt. Zwischen den Rhabdomteilen der Ommatidien sind die Pigmentzellen äußerst dünn. Das Irispigment reicht von der Cornea bis zur Kernanschwellung; die proximalen Enden der Nebenzellen sind von der Basalmembran bis zu dem Beginn des Rhabdoms pigmentiert. Das Pigment ist gelbbraun. Auch die Retinulazellen sind über der Basalmembran dicht erfüllt von Pigment, das schwarzbraun ist. Eine Erscheinung über der Basalmembran ist noch zu erwähnen. Das Ende der Nebenzellen ist hier von einer Hülle umgeben, die wohl von den Nebenzellen selbst ausgeschieden ist. Die Substanz färbt sich mit Eisenhämatoxylin schwarz. Die Ausscheidungen benachbarter Nebenzellen verschmelzen. So wird eine zusammenhängende Membran erzeugt, eine Schaltmembran (Fig. 13L). Die Nebenzellen stecken in Alveolen dieser Membran, wie aus dem Schnitt Fig. 13K zu ersehen ist, der parallel der Basalmembran durch diese Schaltmembran geführt ist. Jede Durchtrittsstelle einer Retinula ist von 6 hellen Ovalen umgeben, den Querschnitten der Nebenzellen.

HESSE beschreibt eine ganz ähnliche Bildung. Bei *Macroglossa*, *Sphinx* und *Plusia* hat er eine Schaltmembran beobachtet, während sonst überall die Einheitlichkeit des Epithels im Auge angedeutet war. Er sagt: „Bei *Macroglossa* kann man die Natur dieser Scheidewand klar erkennen. Es reichen nämlich die grossen Pigmentzellen, die gleichsam das Fachwerk bilden, in dem die Retinula stecken, nur bis an diese Membran. . . . Es ist demnach anzunehmen, dass die Schalt-Membran der ursprünglichen Basalmembran der epithelialen Augenanlagen entspricht und dass die Sehzellen mit ihren proximalen Enden über die Erstreckung des ursprünglichen Epithels hinausgewachsen sind. . . . Als wahre Basalmembran wäre die Schaltmembran zu bezeichnen.“ JOHNS konnte diese Membran nicht finden, hat aber eine Schaltmembran bei den Hesperiden be-

obachtet. Man wird nicht zweifeln können, daß der Schaltmembran HESSE's die oben beschriebene Membran entspricht. Trifft dies zu, so wäre für *Macroglossa* anzunehmen, daß sich die Nebenzellen verkürzt und dadurch von der Basalmembran zurückgezogen haben, wie dies ja häufig beobachtet ist. An ihrem proximalen Ende haben sie die Schaltmembran ausgeschieden. Die Basalmembran dagegen würde auch bei *Macroglossa* an der proximalen Begrenzung des Auges beteiligt sein.

Ascalaphus macaronius SCOP.

(Fig. 14, 15, 16, 17, 18, 18 A—C.)

Die Fixierung der Augen machte Schwierigkeiten. Immer trat eine so beträchtliche Schrumpfung ein, daß der Bau des Ommatidiums schwer zu erkennen war. Ich vermute, daß die Nebenzellen die Ursache der Schrumpfung waren. Sie bildeten die Hauptmasse des Organs. Der hohe Wassergehalt ihres Plasmas verursachte die Schrumpfung. Erst mit CARNOY's Flüssigkeit erhielt ich Präparate, die kaum merklich geschrumpft waren. Ich möchte aber die Fixierung nicht allgemein empfehlen, da bei ihr die Färbung mit Eisenhämatoxylin nicht besonders gut wird.

Das Tier hat ein typisches Doppelauge. Schon EXNER erwähnt dies. Das Dorsal-(Frontal)auge liegt dorsal rostral. Es wölbt sich mehr über die Oberfläche des Kopfes vor als das Seitenauge, das mehr ventral und caudal liegt (Fig. 14 u. 15). Die Grenze zwischen beiden Augen verläuft etwa parallel einem Querschnitt durch den Kopf. Die Augen liegen zwischen den dichten Haaren des Kopfes verborgen; man sieht sie nicht sofort. Die Augen selbst sind nicht behaart. Die Kopfhaare, die in den Ecken stehen, in welchen die Ränder der zwei Augenteile zusammenstoßen, neigen sich längs der Grenze beider Augenteile der Mitte derselben zu. Sie bilden so eine, allerdings unvollkommene, Scheidewand zwischen den Gesichtsfeldern beider Augen. Die beiden Augen unterscheiden sich beträchtlich durch ihren Bau, wie Fig. 16 zeigt. Der Schnitt ist etwa senkrecht zur Fläche gerichtet, in welcher die zwei Augenteile aneinanderstoßen. Das Dorsalauge ist an den Rändern stark gewölbt. Von diesen abgesehen ist die Oberfläche des Auges nahezu eben. Die Ommatidien sind viel länger als im Seitenauge, es ragt daher mehr über die Oberfläche des Kopfes und über das Seitenauge vor. Die Ommatidien stehen parallel nebeneinander; ihre Divergenz

ist selbst an den Rändern sehr klein. Die Cornea des Seitenauges ist ziemlich gleichmäßig gewölbt, im ventralen Teil desselben ist die Krümmung etwas stärker. Dorsal- und Seitenauge haben eine einheitliche Basalmembran, die an der Grenze beider einen Knick mit stumpfem Winkel bildet. Im Seitenauge ist die Basalmembran in ihrem ventralen Teil stärker gekrümmt als in dem Bezirk, der dem Dorsalauge zuliegt. In letzterem sind die Ommatidien auch kürzer als im ventralen Bezirk. Die Nervenbündelschicht ist ebenfalls einheitlich. Das gleiche gilt für die 2 Membranen zwischen Nervenbündelschicht und den Ganglien. Jedes Auge besitzt dagegen ein besonderes 1. Ganglion. Die Trennung in 2 Teile ist im 2. Ganglion noch angedeutet. Dasselbe macht wie die Basalmembran einen Knick. Es ist noch ein 3. und 4. Ganglion vorhanden. Das 1. Ganglion ist auf Längsschnitten gestreift. Auf Querschnitten sieht man, daß dies von Nervenbündeln herrührt, deren Zahl der der Ommatidien entspricht. Es setzt sich jedoch nicht einfach jedes Ommatidium durch die Nervenbündelschicht in das Ganglion opticum fort. Vielmehr vereinigen sich die Bündel der Ommatidien in der Nervenbündelschicht zu wenigen, dicken Nervensträngen, die sich über dem 1. Ganglion opticum wieder in zahlreiche kleine Bündel von etwa 7 Fasern verzweigen. Zwischen den beiden Membranen, welche die Nervenbündelschicht und das 1. Ganglion trennen, verlaufen sehr zahlreiche Tracheen. Diese dringen in die Nervenbündelschicht ein, um sich dort zu verzweigen. Sie bilden unter der Basalmembran ein dichtes Flechtwerk. Zu jedem Ommatidium geht ein Ast, an diesem fand ich immer direkt unter der Basalmembran einen Kern. Daher liegt neben jeder Austrittsstelle eines Ommatidiums unter der Basalmembran ein Kern.

Der Bau des einzelnen Ommatidiums weicht von dem der übrigen Megalopteren nicht unbedeutend ab. Im Grunde stellt es jedoch eine weitere Differenzierung des Ommatidiums dar, wie es für diese beschrieben wurde. Vor allem fällt es durch den langen Verbindungsfaden auf. Die Nebenzellen sind mächtig entwickelt.

Die Cornealinse ist bikonvex und beiderseits stark gewölbt. Sie ist gleichmäßig geschichtet. Jede Facette ist distal von einem gelben Rahmen eingefast (Fig. 18), besitzt also eine Blende. Schon LEYDIG beobachtete solche Umrahmungen bei Schmetterlingen und Käfern. Besonders bei ersteren sind sie ziemlich häufig, wie JOHNS gefunden. Ebenso besitzen zahlreiche Dipteren solche Rahmen. Zwischen zwei Facetten, also da, wo distal der gelbe

Rahmen sich findet, ist die Cornea dünner (Fig. 18). Jede Linse besitzt einen kleinen Processus corneae, der sich nur wenig färbt. Er ist von den Wänden der Krystallzellen, die distal an die Cornea heranreichen, umhüllt (ähnlich wie der Krystallkegel von der Krystallkegelhülle). Er ist nicht wie der Krystallkegel aus Segmenten zusammengesetzt. Die Krystallzellen führen mehr Plasma als die der übrigen Megalopteren. Ihre Kerne sind bläschenförmig, enthalten wenig Chromatin und färben sich daher weniger als das Plasma, das dicht voll von dunklen Körnern ist. Der Krystallkegel ist resistent und äußerst stark lichtbrechend. Der Wechsel in der Dichte seiner Schichten ist schroff (Fig. 18). Im Innern kann man einen scharf begrenzten Kern unterscheiden. Die Krystallkegelhülle liegt dem dunklen Kern dicht an. Sie ist dünn und zieht sich nicht in eine Spitze aus, wie wir bei den übrigen Megalopteren gesehen. Das proximale Ende des Krystallkegels ist vielmehr abgerundet.

Ein Beispiel für die reiche Mannigfaltigkeit, die im Bau der Facettenaugen waltet, ist die hier vorliegende weitgehende Differenzierung des Ommatidiums. Ihre physiologische Bedeutung ist etwa folgende: zwischen den Krystallkegeln und der recipierenden Schicht besteht ein großer Zwischenraum, der von einer Art Glaskörper erfüllt ist. Die Retinula besteht aus 8 Zellen. Wir unterscheiden an ihr am besten folgende 3 Teile: Kernanschwellung, Verbindungsfaden und Rhabdomteil. Der 8. Kern liegt am distalen Ende des Rhabdoms. Im Dorsalauge liegt die Kernanschwellung in einiger Entfernung vom Krystallkegel und ist mit diesem durch einen etwas dünneren Strang verbunden. Die Retinula schließt sich der Rundung des Krystallkegels an. Im Seitenauge liegt die Kernanschwellung direkt unter dem Krystallkegel. Sie bildet einen Becher, in welchem der Krystallkegel eingesetzt ist. In der Kernanschwellung schwankt der Querschnitt der einzelnen Zellen sehr. Während die einen sehr groß sind, sieht man andere kaum. Der Verbindungsfaden, der sich anschließt, ist sehr lang und dünn. Er verbindet die Kernanschwellung mit dem Rhabdomteil. An ihm kann man die Zellgrenzen besser erkennen. Die Zahl der Zellen festzustellen ist auch hier kaum möglich, da der Querschnitt des Verbindungsfadens sehr klein ist. 1 oder 2 Plasmakörner können eine Zellgrenze vortäuschen. Die Körner im Plasma der Sehzellen färben sich wie bei den übrigen Megalopteren blau (Eisenhämatoxylin). Das Rhabdom hat auf dem Längsschnitt die Form eines Stabes.

Beide Enden sind kuppelförmig abgerundet. Proximal verjüngt es sich etwas. Wie der Querschnitt (Fig. 18 C) zeigt, sind an seiner Bildung nur 6 Zellen beteiligt. Der Querschnitt ist 6strahlig. Die einzelnen Flügel sind weit und fast bis zur Achse voneinander getrennt. Im Querschnitt zeigt jeder die Form einer Keule.

Die Ommatidien des Grenzbereiches zwischen Dorsal- und Seitenauge weichen in ihrem Bau von den übrigen etwas ab. Sie besitzen kein Rhabdom, sind also nicht befähigt, Licht zu percipieren. Dies ist das einzige Anzeichen von Reduktion. Die Krystallkegel sind gut ausgebildet.

Die Retinula ist von 6 Tracheen umhüllt, die bis nahe an das distale Ende des Rhabdoms reichen. Die Tracheen führen nur einen schmalen Hohlraum. Ein Spiralfaden fehlt innerhalb des Auges. Ihre Anordnung um die Retinula ist dieselbe wie bei *Chrysopa*.

Die Hauptpigmentzellen sind gut entwickelt; sie bilden um die proximale Hälfte des Krystallkegels eine Hülle, die sich diesen eng anschmiegt. Ihre Kerne sind klein und flach. Sie liegen etwas unter der Mitte des Krystallkegels (Fig. 18 u. 18B). Das Pigment ist hellgelb. Die Nebepigmentzellen sind mächtig entwickelt. Sie enthalten aber verhältnismäßig wenig Pigment, da sich nur in ihren proximalen und distalen Enden solches findet. Seine Farbe ist braun. Das Irispigment reicht von der Cornea bis zur proximalen Spitze der Krystallkegel, das Retinapigment von der Basalmembran bis nahe dem distalen Ende des Rhabdoms. Letzteres bildet dünne Schnüre zwischen den Tracheen. Der ganze Raum zwischen den Krystallkegeln und den Rhabdomen ist vollständig frei von Pigment. Er ist fast vollständig ausgefüllt von den Nebepigmentzellen. Ihre Anordnung ist genau dieselbe wie bei *Myrmeleon*. Je 6 bilden proximad der Kernanschwellung einen Kranz um das Ommatidium, dessen Verbindungsfaden sie dicht umhüllen. Ihre Färbung ist recht eigenartig. Mit Eisenhämatoxylin färben sie sich tief schwarzblau und lassen bei Fixierung mit Sublimat-Eisessig eine körnige Struktur erkennen. DELAFIELD's Hämatoxylin färbt sie wenig. Eosin dagegen intensiv.

Das Gesichtsfeld des Dorsalteiles des Doppelauges ist nach oben und vorn gerichtet. Nur die Ränder vermitteln Bilder von Gegenständen, die sich seitlich befinden. Sie erweitern das Gesichtsfeld bedeutend. Das Seitenauge vermittelt Sinneseindrücke von unten und hinten. Die Gesichtsfelder beider Augen greifen nicht über-

einander, sondern berühren sich höchstens. Zwei Gründe sprechen dafür. Zwischen den Augen wird durch die Haare des Kopfes eine Art Scheidewand gebildet. Außerdem besitzen die Ommatidien des Grenzgebietes beider Augenteile kein Rhabdom. Sie vermögen also nicht das Bild, welches wohl durch Corneafacette und Krystallkegel erzeugt wird, zu percipieren. Den Krystallkegeln des Grenzgebietes kommt wohl eine Funktion zu, da sie nicht die geringste Reduktion erkennen lassen. Beim Superpositionsbild erzeugt ja eine große Zahl von Krystallkegeln einen Bildpunkt. Die Krystallkegel hier sind also an der Erzeugung der Bilder beteiligt, die auf den dem Grenzgebiet benachbarten Rhabdomen erzeugt werden. Sehr rasch und in sicherem Flug schwirrt das Tier bei grellem Sonnenschein umher. Meist hält es sich nur wenig über dem Boden. Manchmal aber schießt es blitzschnell in die Höhe, so z. B. wenn ein Männchen ein Weibchen erspäht. Das Tier erjagt seine Beute im Fluge; denn nur in größeren Zwischenräumen setzt es sich irgendwo nieder, schlägt Vorder- und Hinterflügel übereinander und ruht aus. Bei dieser Gelegenheit läßt es sich bei vorsichtiger Annäherung leicht fangen. Das Sehvermögen muß ausgezeichnet sein. Eines der Tiere verzehrte, als ich es aus dem Netze nahm, ein weißliches, durchsichtiges kleines Insect. Da ich das Tier im Fluge gefangen habe, muß es seine Beute während seiner bedeutenden Geschwindigkeit erjagt haben. Es ist also befähigt, unscheinbare Gegenstände auch bei großer Geschwindigkeit zu erkennen. Denn man wird annehmen dürfen, daß es deshalb so rasch umherschwirrt, weil es Jagd auf Beute macht. Im Seitenauge ist der Gesichtswinkel des einzelnen Ommatidiums infolge der Divergenz der Ommatidien viel größer als im Dorsalauge. Das Dorsalauge unterscheidet sehr scharf die Formen, erkennt die Objekte nach ihrer Formerscheinung. Das Seitenauge sieht sehr gut Bewegungen, wobei das Formensehen weniger gut ist. Sein Gesichtsfeld ist gegen den Erdboden gerichtet mit seinen unzähligen Objekten. Das Ommatidium ist vom Krystallkegel bis zum Rhabdom vollständig frei von Pigment. Das Pigment liegt sowohl bei Licht- als bei Dunkeltieren nur zwischen den Krystallkegeln. Die Erzeugung eines Appositionsbildes ist also ausgeschlossen. Die gelben Rahmen, welche die Facetten einfassen, zerteilen das auf das Auge fallende Licht in einzelne Bündel. Ein großer Teil des Lichtes kann also gar nicht in das Auge eintreten. Die Strahlen eines Bündels, welche eintreten, werden durch die Cornea und den stark lichtbrechenden Krystallkegel gesammelt und zu einem Licht-

bündel von kleinstem Querschnitt vereinigt. Wir könnten dies als einzelnen Strahl betrachten. Es tritt an der Spitze des Krystallkegels aus und geht ungebrochen durch die Masse der Pigmentzellen zu der Rhabdomschicht. Jedes Rhabdom ist durch Tracheen und Pigmentzellen bis nahe an sein distales Ende isoliert. Der Lichtstrahl kann also nur am distalen Rhabdomende in das Rhabdom eindringen. Er kann nur ein Rhabdom treffen.

Folgende Tabelle möge die Größenverhältnisse für die Augen der untersuchten Megalopteren veranschaulichen:

	<i>Chrysopa</i>			<i>Ascalaphus</i>		
	<i>opa</i> <i>vulgaris</i>	<i>Os-</i> <i>mylus</i>	<i>Myr-</i> <i>meleon</i>	Dorsal- auge	Seiten- auge	Stufe zw. Frönt- u. Seitenauge
Breite der Facette	20	20	21	31	24	22
Krystallkegel	55	50	74	63	49	36—46
Abstand d. Rhabd. vom Krystall- kegel	48	90	210	490	345	—
Rhabdom	55	50	84	185	108	—
Ommatidium	187	240	390	820	524	—

GRENACHER teilte die Komplexaugen 1. nach dem Bau des Krystallkegels, 2. nach der Beschaffenheit der Retinula. Nach dem Bau des Krystallkegels unterschied er acone, pseudocone und eucone Augen. Haben gleich mehrere Untersuchungen gezeigt, daß die Scheidung nicht so scharf ist, daß vielmehr Übergänge zwischen den 3 Typen sich häufig finden, so wird man trotzdem auch künftig diese Einteilung am besten beibehalten, mit dem Vorbehalt, daß Übergänge bestehen. Weniger gut ist GRENACHER's Einteilung nach dem Bau der Retinula. Hier müssen wir scharf unterscheiden zwischen Appositionsauge und Superpositionsauge.

Die Augen der Megalopteren nun sind eucone Superpositionsaugen. Lassen wir zunächst *Ascalaphus* außer Betracht. Die Cornea besteht aus 2 Lagen: einer ungeschichteten außen und einer geschichteten darunter. Die Krystallkegelhülle ist resistent und färbt sich wie der Kern des Krystallkegels. Zwischen sie und den Kern schiebt sich ein weniger dichtes Medium ein. Nach EXNER kommt der Krystallkegelhülle eine wichtige optische Bedeutung zu.

Soll ein scharfes Bild erzeugt werden, so dürfen nur an der Spitze des Kegels Lichtstrahlen austreten. In der Nähe der Spitze muß das seitliche Austreten von Lichtstrahlen verhindert werden, durch welches die Deutlichkeit des Bildes beeinträchtigt würde. Weiter distal am Krystallkegel können seitliche Strahlen austreten. Diese werden aber vom Pigment absorbiert. EXNER sah nun bei seinen Versuchen in der Nähe der Spitze einen dunklen Ring. Die Hülle besitzt eine hohe Lichtbrechung, der ihr am nächsten liegende Teil des Krystallkegels dagegen nur eine geringe (heller Hof). Dieses optische Verhalten erzeugt die Erscheinung des dunklen Ringes. Die Hauptpigmentzellen zeigen eine eigenartige Lage und Beschaffenheit. Der Krystallkegel des *Ascalaphus* zeigt eine abweichende Struktur. Auch die Hülle ist weniger stark lichtbrechend. Das optische Verhalten des Krystallkegels ist also ein anderes. Die Hauptpigmentzellen bilden einen Trichter, der proximal den Krystallkegel einhüllt. Bei allen Megalopteren gliedert sich die Retinula, bestehend aus 8 Zellen, in Kernanschwellung, Verbindungsfaden und Rhabdomteil. Das Rhabdom hat einen 6strahligen Querschnitt und ist nur von einem dünnen Plasmabelag umgeben. Gelegentlich bemerkt man auf distalen Querschnitten (bei *Osmylus* mehr ausgeprägt) einen 7. Strahl am Rhabdom. Die Färbung des Plasmas der Sehzellen weicht von der gewöhnlichen etwas ab. Bei allen Megalopteren färbt es sich gleich. HESSE's Stiftchensaum konnte ich nicht beobachten. Eine Schichtung, als beständen die Rhabdome aus übereinandergeschichteten Blättchen, konnte ich sowohl hier wie bei den Trichopteren bei bestimmter Differenzierung in der Färbung erkennen. Die Nebenzellen reichen von der Cornea bis zur Basalmembran. Über der Basalmembran bilden sie eine Membran. Im Bereich der Rhabdome sind die Nebenzellen nur ganz dünne, kaum wahrnehmbare Fäden. Nur bei *Ascalaphus* sind sie auch hier etwas dicker und enthalten Pigment. Ein Tracheentapetum habe ich bei allen Megalopteren in etwa derselben Ausbildung gefunden. Schon LEYDIG hat diese Bildung im Facettenauge entdeckt. Bei der Öffnung des Auges eines Nachtschmetterlings war er überrascht von der schönen, glänzenden Membran, die in der Tiefe des Auges liegt und auf den ersten Blick als Tapetum erkannt wird. JOHNS berichtet von den Hesperiden: „Im Bezirk zwischen der Schaltmembran und der Membrana fenestrata sondern die Retinulazellen eine chitinöse Scheide ab, die entsprechend den Retinulazellen achteilig, vollkommen rosettenförmig ist und

auch im gefärbten Präparat die gelbliche Färbung des Chitins aufweist. Es ist dies der einzige Fall, wo ich eine derartige Scheidenbildung beobachtet habe.“ Vergleicht man die Zeichnungen (JOHNAS, tab. 10 fig. 13), so springt die Ähnlichkeit dieser Gebilde mit den bei den Megalopteren als Tracheen erkannten noch mehr in die Augen. Nur sind sie bei den Hesperiden in größerer Zahl vorhanden, entsprechend der Zahl der Retinulazellen. SCHULTZE hatte erkannt, daß die Tracheen da aufhören, wo der Sehstab dünner wird. EXNER hat Klarheit geschaffen über die Bedeutung dieses Tapetums: „Ich kenne diese Art des Tapetums, wo gerade das untere, verbreiterte Ende des Sehstabes von der Tracheenmasse umhüllt ist, also da, wo es für die Reflexion am wichtigsten sein muß, nur bei den Nachtinsekten. Die Tracheen, wie sie bei Libellen vorkommen, die dick sind und weit nach vorne reichen, haben eine ganz andere Bedeutung. . . .“ Vortrefflich schildert er nun die Wirkungsweise. Trifft ein Lichtstrahl auf eine Tracheenwand, so wird er ganz oder teilweise reflektiert. Der Teil, der nicht reflektiert wird, trifft auf Luft; wieder wird der Strahl teilweise oder ganz reflektiert. Sollte noch ein wenig Licht bis zur äußeren Tracheenwand gelangen, so wird es dort vollends reflektiert. Ähnlich wie bei Glaspulver kann kein Licht durchfallen. Alles wird diffus reflektiert dem Rhabdom zurückgestrahlt. EXNER nennt es das vollkommenste Tapetum, das ihm aus dem Tierreich bekannt sei. An der Basis des Rhabdoms sind die Tracheen kleine kaum sichtbare Röhrchen mit dünner Membran. Hier kommt ihnen für die Lichtbrechung keine Bedeutung zu. Die Sehzellen sind von Pigment erfüllt, und dieses absorbiert das Licht, welches das Rhabdom durchsetzt hat. PARKER hat für den Flußkrebis experimentell gezeigt, daß am distalen Rhabdomende ein lichtstarkes Bild entsteht, auch bei weniger intensiver Beleuchtung. Am proximalen Rhabdomende dagegen ist auch bei stärkster Beleuchtung das Bild sehr lichtschwach. Er mußte allerdings das Auge gefrieren lassen, um es montieren zu können. Man könnte ihm einwenden, die molekulare Beschaffenheit des Rhabdoms sei durch das Gefrieren verändert worden. Trotzdem haben seine Beobachtungen sehr viel für sich. Es gelangt also nur wenig Licht ins proximale Ende des Rhabdoms; dort wird es bei seinem Austritt vom Pigment absorbiert.

Eine Verschiebung des Irispigments konnte ich bei *Crysopa*, *Osmylus* und *Myrmeleon* feststellen (Fig. 11 u. 12). So können diese Augen sowohl Appositionsbilder als Superpositionsbilder erzeugen

Appositionsbilder werden bei Tag erzeugt. Bei Lichtstellung des Pigments ist der Raum zwischen den Krystallkegeln nahezu frei von Pigment. Dieses reicht etwa von der Spitze des Krystallkegels bis zum Rhabdom. Das Lichtbündel muß den äußerst feinen Kanal durchsetzen, der durch die Pigmentzellen führt (Fig. 13C). Jeder Strahl, der nicht genau in der Richtung des Ommatidiums verläuft, wird ausgeschaltet, vom umgebenden Pigment absorbiert. Das erzeugte Bild ist sehr lichtschwach. Die Tiere zeigen sich bei Tag wenig lebhaft. Besonders *Osmylus*, den ich unter einem Brückengewölbe in großer Menge fand, konnte ich bequem mit der Hand ergreifen. Dies spricht dafür, daß die Tiere bei Tag nicht gut sehen. Zur Erzeugung des Superpositionsbildes wandert das Pigment alles distal und lagert sich in den Zwischenräumen zwischen den Krystallkegeln ein. Jetzt wird nahezu alles Licht, welches auf die Cornea trifft, auch ausgenützt, wird recipiert. In Verbindung mit der Pigmentverschiebung beobachtete ich stets eine Verschiebung der Kernanschwellung (Fig. 11 u. 12). Erwähnt habe ich dies nirgends gefunden. Dagegen ist es in einer Zeichnung EXNER's zu sehen (tab. 5 fig. 48 u. 49). Für die Pigmentverschiebung wären wohl die Hauptpigmentzellen nur hinderlich. Deshalb sind sie an das distale Ende der Krystallkegel verlagert, nahe dem Ort ihrer ursprünglichen Funktion (der Corneabildung). Bei *Ascalaphus*, dem die Pigmentwanderung fehlt, finden wir die Hauptpigmentzellen in typischer Ausbildung.

3. Trichopteren.

Untersuchte Tiere:

Rhyacophilidae

Rhyacophila dorsalis CURT.

Rhyacophila septentrionis McLACHL.

Limnophilidae

Ilalesus interpunctatus ZETT.

Stenophylax luctuosus PILL.

Philopotamidae

Philopotamus montanus DONOV.

Polycentropidae

Polycentropus flavomaculatus PICT.

Hydropsychidae

Hydropsyche angustipennis CURT.

Der Bau der Augen ist bei den ersten 6 hier angeführten Arten übereinstimmend. *Hydropsyche* weicht etwas ab. Ihr Auge ist nach dem Typus der Appositionsaugen gebaut, während das Auge der übrigen Superpositions- und Appositionsbilder erzeugen kann, je nach der Pigmentstellung. Ich werde daher nur bei *Rhyacophila dorsalis* und *Hydropsyche* eine ausführliche Beschreibung geben. Von *Halesus* sind einige kleine Abweichungen zu erwähnen. Die Einheitlichkeit im Bau der Augen, welche bei den Arten dieser Familie waltet, wird zu dem Schluß berechtigen, daß auch bei der von GRENACHER untersuchten *Phryganea grandis* nur geringe Abweichungen möglich sein werden. Die Schilderung GRENACHER'S stimmt in ihren Grundzügen mit meinen Befunden überein. Leider konnte ich *Phryganea grandis* nicht bekommen.

Rhyacophila dorsalis CURT.

(Fig. 19, 19A—H.)

Die Beschreibung gilt wörtlich genau für *Rhyacophila septentrionis*, nach welcher Fig. 20 gezeichnet ist. Bei ihr ist als einziger Unterschied das Chromatin der Kerne, die in der Kernanschwellung liegen, dicht zusammengeballt, umgeben von einem hellen Hof. Der basale Kern zeigt auch bei ihr die gewöhnliche Verteilung des Chromatins. Ich fixierte Augen von Licht- und Dunkeltieren, letztere allerdings beim Lampenlicht.

GRENACHER hat in seiner Zeichnung von *Phryganea grandis* (fig. 44) die Corneafacette bikonvex gezeichnet. Bei *Rhyacophila* habe ich dies stets anders gefunden. Die Linse ist stark konvex nach außen, nach innen ist sie wenig konkav. Sie färbt sich ganz gleichmäßig. Zwischen je 2 Linsen besteht eine Leiste bis zur halben Dicke der Cornea; diese ist vollkommen ungefärbt (Fig. 19). Unter der Cornea liegt eine ungefärbte, aber äußerst dünne zusammenhängende Schicht. Der Krystallkegel ist ziemlich resistent und stark lichtbrechend, doch weniger als bei den Megalopteren. Man kann an ihm eine Körnelung angedeutet sehen. Bei den Megalopteren färbt er sich stets gleichmäßig. Um den Krystallkegel finden wir immer einen hellen Hof, der fast vollständig ungefärbt bleibt. Die Krystallkegelhülle ist dick, stark gefärbt und stark lichtbrechend. Durch das Schneiden war ab und zu eine Hülle vollständig von ihrem Kern abgestreift. Die ungefärbte Substanz zwischen den beiden muß also ziemlich weich sein. Die Krystall-

kegelhülle zieht sich proximal allmählich in einen dünnen Faden aus. So wird die Gestalt des Krystallkegels flaschenförmig, wie GRENACHER sagt. An der Hülle kann man noch ziemlich tief (Fig. 29 A) die Zusammensetzung aus 4 Segmenten erkennen. Weiter proximal wird der Querschnitt dann ein Kreischen mit heller Mitte. Die Kerne der Krystallzellen liegen als dünne Scheiben der Basis des Kegels auf.

Die Retinula besteht aus 8 Zellen. 7 der Kerne befinden sich im distalen Teil der Retinula. Der 8. Kern liegt proximal vom Rhabdom. Das Rhabdom ist spindelförmig, nur in der proximalen Hälfte der Retinula ausgebildet. Proximal beginnt es in einiger Entfernung über der Basalmembran. Distal setzt es sich in einen feinen Stab fort. Der Querschnitt des spindelförmigen Rhabdoms ist 6strahlig. Seine Achse ist besonders stark lichtbrechend und färbt sich nicht. Es wird von 6 Zellen gebildet. GRENACHER hat bei *Phryganea* einen 7strahligen Querschnitt gezeichnet. In der Zeichnung sind aber die 7 Strahlen nicht gleichwertig (bei *Stenophylax* liegen die Verhältnisse ähnlich). Der Querschnitt der Spitze, in die sich das Rhabdom distal verlängert, ist ein Kreischen (s. *Halesus*, Fig. 23). Denselben Querschnitt erhalten wir durch den Faden, in dem sich die Krystallkegelhülle auszieht (Fig. 19 A, B, C). Zwischen Rhabdom und Krystallkegelhülle besteht ein kontinuierlicher Übergang. Beide sind durch einen Stab verbunden, der immer denselben Querschnitt zeigt. Der Stab besitzt geringere Lichtbrechung als das Rhabdom. Es ist unmöglich, zu sagen, wo das Rhabdom beginnt. Man wird geneigt sein, im Bereiche der Retinula den Stab als Gebilde der Retinulazellen anzusprechen. Der Stab ist von 7 Zellen umgeben. Die 7. reicht proximal bis zum spindelförmigen Rhabdom, wo sie aufhört. Jede der Zellen liefert auf den Querschnitt ein geometrisch scharf begrenztes Polygon (vgl. Fig. 20 von *Rhyacophila septentrionalis*). An ihrem distalen Ende bildet die 7. Zelle ein Rhadomer aus. Dieses ist sehr kurz, von eiförmiger Gestalt (Fig. 19 und 19 D). Es ist dem distalen Ende des spindelförmigen Rhabdoms aufgesetzt. Eine Trennung von diesem ist kaum wahrzunehmen. Am proximalen Ende des Rhabdoms tritt die 8. Zelle auf. Auf Querschnitten (Fig. 19 F) sieht man einen der 6 Strahlen des Rhabdoms kürzer werden. An seinem Ende schiebt sich zwischen den übrigen 6 Zellen eine neue ein, die ganz von Pigment erfüllt ist. Sie schiebt sich mehr und mehr gegen die Achse der Retinula vor. In demselben Maße verschwindet das Rhabdom. Schließlich nimmt die Zelle die Mitte der Retinula ein, ihr Querschnitt ist

groß. Hier liegt der Kern. Auf tieferen Querschnitten wird die Zelle wieder kleiner. Direkt über der Basalmembran sind alle Retinulazellen pigmentiert. In jeder ist eine Neurofibrille erkenntlich. Die Retinulazellen führen in der distal vom Rhabdom gelegenen Hälfte in lichter Grundmasse dunkel gefärbte Körner (Eisenhämatoxylin). Ihre Zellgrenzen sind dick und stark gefärbt. So weit das spindelförmige Rhabdom reicht, ist das Plasma der Retinulazellen vollkommen farblos; von Struktur ist kaum etwas zu erkennen. Die peripheren Zellgrenzen sind auch hier noch zu erkennen (Fig. 19 F) (GRENACHER sind sie entgangen). Sowohl am distalen Ende des Rhabdoms wie auch am distalen Ende der Retinulazellen stoßen die Zellen benachbarter Retinulae zusammen (vgl. Fig. 20). Distal von der Kerngruppe ist die Retinula stark pigmentiert. Es besteht hier ein Unterschied zwischen Licht- und Dunkelstellung des Pigments. Bei Lichtstellung ergeben sich folgende Verhältnisse. Querschnitte zeigen in Höhe der Kerngruppe zunächst noch 7 Zellen in jeder Retinula. Auf Querschnitten, die weiter distal geführt sind, sieht man 2 der Zellen allmählich verschwinden. Die 5 Zellen, welche bleiben, sind dicht erfüllt von Pigment; sie bilden Pigmentkolben (Fig. 19 C). Diese umrahmen einen engen Interzellularraum, in welchem der Querschnitt des Krystallkegelfadens liegt. Bei Dunkelstellung des Pigments sind die Pigmentkolben distal verschoben (Fig. 19). Sie stehen durch feine Plasmafäden mit den Retinulazellen in Verbindung (Fig. 21 u. 22 zeigen an Querschnitten dieses Verhalten für *Halesus*). Die Kolben schließen sich wieder zu einem Ring zusammen (Querschnitt Fig. 22). Dieser ist jetzt ziemlich schmal und umschließt einen größeren Raum. Das Pigment ist also distal gewandert und hat die Kolben vorgestülpt.

Jedes Ommatidium ist von einem Kranz von 12 Nebepigmentzellen umgeben, die zugleich auch den benachbarten Ommatidien angehören. Sie reichen von der Cornea bis zum distalen Ende des Rhabdoms. Eine Schaltmembran an letzterer Stelle wird nicht gebildet. Im Bereich der Retinula ist die Anordnung der Nebepigmentzellen nicht sehr regelmäßig. Die Querschnitte der einen sind größer, die der anderen kleiner. So bilden die Zellgrenzen ein ziemlich unregelmäßiges Netzwerk (Fig. 20). Die Kerne sind sehr lang und dünn. Sie liegen proximal von der Mitte des Krystallkegels (Fig. 19). In den Nebepigmentzellen fand ich gewöhnlich Stützfaseren, die Hauptpigmentzellen hat GRENACHER nicht gefunden. Bei Färbung mit DELAFIELD's Hämatoxylin sind sie auch nicht leicht zu finden.

wenigstens nicht auf Längsschnitten. Sie sind eng umhüllt vom Kranz der Nebepigmentzellen (Fig. 19). Vom Ende der Retinula reichen sie distal bis in die Gegend, wo die Kerne der Nebepigmentzellen liegen. Jede Zelle stellt den halben Mantel eines Kegelrumpfes dar. So bilden beide zusammen einen Becher, der vom Krystallkegel bis zur Retinula reicht und sich proximal verjüngt. Proximal sind die Zellen mächtiger entwickelt. Hier liegen die halbringförmigen Kerne, die sich mit ihren Enden berühren, einen geschlossenen Ring bildend. Die Kerne enthalten wenig Chromatin; eine Membran ist nicht zu erkennen. Auf einem Längsschnitt durch ein Ommatidium stellen sie nur ein kleines Häufchen nicht sehr dicht gelagerter Chromatinkörner dar. Dies die Lage in der Lichtstellung. Bei Dunkelstellung ist alles Pigment und selbst der Kern in das distale Ende der Zelle gewandert.

Halesus interpunctatus ZETT.

Das Auge gleicht dem eben beschriebenen bis auf ganz geringe Unterschiede. Es ist entsprechend der Größe des Tieres größer; dasselbe gilt für *Stenophylax*. Das Rhabdomer der 7. Zelle zeigt eine etwas andere Form. Wie bei *Rhyacophila* beginnt es weiter distal als die übrigen Rhabdomere und hat zunächst einen keulenförmigen Querschnitt. Bald aber ändert sich dieser. Der periphere Teil der Keule stülpt sich ein (Fig. 24). Bei bestimmter Differenzierung kann man in dem Gebilde, das jetzt einen herzförmigen Querschnitt zeigt, 3 Lamellen erkennen, oder vielmehr eine, die sich peripher in 2 Äste gabelt. Das Gebilde reicht an manchen Ommatidien ziemlich weit proximal. Gerade diese Zellen mit dem isolierten Rhabdomer berühren die benachbarte Retinula (Fig. 24). Außer Gebilden dieser Form kommen in einzelnen Ommatidien auch solche vor mit Querschnitten, wie wir sie bei *Rhyacophila* gefunden haben (Fig. 23 u. 24). Man sieht dann an tieferen Schnitten zu beiden Seiten des Rhabdomers den 6. Strahl des Rhabdoms in 2 Leisten auftreten. Auf tieferen Schnitten scheidet das Rhabdomer aus, und die 2 Leisten vereinigen sich zum 6. Strahl. Bemerkenswert ist ferner, daß an eben diesem 6. Strahl weiter proximal die basale Zelle beginnt, die genau wie bei *Rhyacophila* ausgebildet ist. Die 2 in verschiedener Weise reduzierten Zellen liegen also ursprünglich nebeneinander im Ommatidium. In den Strahlen des Rhabdoms konnte ich hier bei bestimmter Differenzierung eine dunkle Mittel-

lamelle erkennen. Auch hier ist die Achse des Rhabdoms vollständig ungefärbt und sehr stark lichtbrechend.

Bei *Stenophylax luctuosus* PILL. ist die Reduktion der 2 Zellen, die sich von den anderen unterscheiden, weniger weit fortgeschritten. Die basale, pigmentführende Zelle reicht viel weiter distal. Sie reicht noch über das proximale Ende der 7. Zelle herauf. Letztere bildet an manchen Ommatidien ein besonderes Rhabdomer, das nur auf eine kurze Strecke mit dem Rhabdom zusammenhängt. Meist ist sie aber an der Bildung des eigentlichen Rhabdoms beteiligt, dessen Querschnitt dann 7strahlig ist. Die 2 Strahlen, welche so statt des einen erzeugt werden, sind aber kleiner als die übrigen. Das Rhabdom hat also hier bei einem Teil der Ommatidien eine ähnliche Form, wie sie GRENACHER für *Phryganea grandis* abgebildet hat. Gut war an diesem Auge der Querschnitt der Retinula über der Basalmembran zu beobachten. Die 8., stark pigmentierte Zelle ist von dem Kranz der 7 übrigen umgeben.

Hydropsyche angustipennis CURT.

(Fig. 26 u. 27.)

Das Auge ist sehr klein und besitzt eine Differenzierung. Die am weitesten dorsal gelegenen Ommatidien sind viel kürzer als die in der Mitte und im ventralen Teil des Auges. Der Bau des Auges läßt nur die Erzeugung eines Appositionsbildes zu. An der Cornea ist sowohl die äußere konvexe als die innere konkave Fläche der Facette stark gekrümmt. Der Krystallkegel verhält sich ähnlich wie bei *Rhyacophila*; doch zieht sich seine Hülle nicht in einen Faden aus. An der proximalen Spitze des Krystallkegels umfaßt sie das bis an den Krystallkegel heranreichende Rhabdom. Die Retinula verjüngt sich proximal beträchtlich. Auch hier fand ich eine basale Zelle. Die Zahl der Zellen konnte ich nicht feststellen, doch werden es, wie bei den übrigen Trichopteren, 8 Zellen sein. Auch hier sind die distalen Enden von 5 Retinulazellen pigmentiert. Das Rhabdom ist ein Stab mit kreisförmigem Querschnitt; das Innere desselben ist wenig gefärbt. Es reicht distal bis zum Krystallkegel. Proximal hört es schon ziemlich weit über der Basalmembran auf. Hauptpigmentzellen und Nebenpigmentzellen zeigen dasselbe Verhalten wie bei den übrigen untersuchten Trichopteren. Eine Verschiebung des Pigments ist hier unmöglich und zwecklos. Der ganze Raum von der Cornea bis zur Retinula ist zwischen den

Krystallkegeln von Pigment erfüllt. Das Pigment der Sehzellen ist an deren distalem Ende angehäuft.

Die von mir untersuchten Trichopteren besitzen Augen, die befähigt sind, außer Appositionsbildern auch Superpositionsbilder zu erzeugen (*Hydropsyche* macht eine Ausnahme). Die Augen der verschiedenen Arten zeichnen sich durch weitgehende Übereinstimmung aus. Beschaffenheit und Form des Krystallkegels ist bei allen gleich. Bei *Hydropsyche* zieht sich die Hülle nicht in einem Faden aus; an den Krystallkegel schließt sich sofort die Retinula an. Die Krystallkegelhülle ist derb und durch einen hellen Hof vom Kern des Krystallkegels getrennt. Ihr kommt wie bei den Megalopteren eine wichtige optische Funktion zu. Der Krystallkegel hat, wenigstens seiner Form und der Beschaffenheit seiner Hülle nach, Ähnlichkeit mit denen der Megalopteren. Die Retinula besteht aus 8 Zellen. Nur 6 sind ganz an der Bildung des Rhabdoms beteiligt. Dieses hat daher gewöhnlich einen 6strahligen Querschnitt. Es ist nicht sehr lang, spindelförmig und nur im proximalen Teil der Retinula ausgebildet. Bei bestimmter Differenzierung ist auf Längsschnitten eine Streifung wahrzunehmen, als ob es aus übereinandergeschichteten Blättchen bestünde. Eine Zelle, deren Kern in einiger Entfernung über der Basalmembran liegt, ist dicht mit Pigment erfüllt. Sie läßt am proximalen Ende des Rhabdoms kein Licht durchtreten. Direkt über der Basalmembran sind alle Retinulazellen pigmentiert. Auch unter der Basalmembran finden wir noch Pigment. Tracheen treten keine in das Auge ein. Dagegen verlaufen sie recht zahlreich zwischen den 2 Membranen, welche die Nervenbündelschicht und die Ganglien gegeneinander abgrenzen. Auch in die Nervenbündelschicht treten sie ein. Nebenpigmentzellen sind in bestimmter, nicht immer konstanter Zahl vorhanden. Zu einem Ommatidium gehören durchschnittlich 6. Hauptpigmentzellen finden wir in typischer Ausbildung, 2 bei jedem Ommatidium. Ihr Pigment besitzt dieselbe Farbe wie das der Nebenpigmentzellen. Das Pigment der Retinulazellen ist etwas dunkler. Die Nebenpigmentzellen reichen nur bis an das distale Ende des Rhabdoms. Bei den Megalopteren dagegen reichen sie von der Cornea bis zur Basalmembran.

Die Pigmentwanderung stellt hier einen eigenartigen Vorgang dar. Sehen wir das Lichtauge an. Die Enden der Retinulazellen sind dicht pigmentiert. An sie schließen sich distal Haupt- und Nebenpigmentzellen an; diese sind distal bis über die Mitte des

Krystallkegels mit Pigment erfüllt. Vergleichen wir dagegen ein Auge mit Pigment in Dunkelstellung (*Hydropsyche* kommt nicht in Betracht). Alles Pigment der Pigmentzellen liegt distal und scheidet mit scharfer Fläche mit den Spitzen der Krystallkegel ab. Das Pigment der Retinulazellen hat sich ebenfalls distal verschoben. Auf dünnen Stielchen erheben sich die dicht mit Pigment erfüllten Kolben. Sie bilden auf Querschnitten ein Netzwerk, das in einiger Entfernung unter dem Irispigment liegt. Strahlen, die aus der Krystallkegelspitze austreten, müssen nach ganz kurzem Verlauf die Löcher dieses Netzwerkes passieren. Dadurch werden an jedem Lichtbündel die Randstrahlen abgeblendet, die das Bild undeutlich machen würden. Anders könnte ich mir keine Wirkung dieses Netzes aus Pigment denken. Man müßte eben den Strahlengang experimentell verfolgen, was aber nicht leicht gelingen wird.

Das für *Sialis* beschriebene pigmentierte Organ habe ich bei den Trichopteren in ähnlicher Ausbildung gefunden. Es besteht wie dort aus denselben großen Zellen, die voll von Pigment sind; das Pigment ist widerstandsfähiger als das der Augen. Auch hier treten zahlreiche Tracheen an das Organ heran. Nervenstränge im Auge, wie bei *Sialis*, konnte ich nicht beobachten. Doch sah ich auch hier, daß sich die Zellen in Nervenfasern fortsetzten. Kanäle mit der Secretmasse, die sich wie die Krystallkegel färbt, sind auch hier vorhanden. Das Organ ist kleiner als bei *Sialis*. Es liegt ebenfalls am Hinterrand des Auges. Eine Beziehung zum Auge selbst konnte ich nicht feststellen, höchstens daß im Gebiet des Organs die Chitinlamelle weniger tief ins Innere reicht, so daß zwischen Organ und Auge keine Chitinlamelle vorhanden ist.

Warum nun hat das Rhabdom so häufig einen 6strahligen Querschnitt? Diese Frage ist ähnlich schon häufig gestellt worden. Warum finden wir häufig eine Reduktion der 8 ursprünglich vorhandenen Zellen auf 7 und 6? Im allgemeinen sind wir doch der Ansicht, daß jede Retinula nur einen einheitlichen Reiz vermittelt, die Zahl wäre da nebensächlich. Die Erklärung, die Intensität des Reizes werde erhöht, wenn mehrere Zellen gleichzeitig erregt werden, hat etwas für sich. Skeptischer wird man der Annahme gegenüberstehen, jede Zelle habe einen spezifischen Charakter, diene dazu, Licht einer bestimmten Wellenlänge, auf welche sie abgestimmt sei, zu percipieren. HESSE hat dies angedeutet. DIETRICH erklärt die Zahl 8 dadurch, daß er annimmt, eine Urzelle habe sich 3mal geteilt. Die Tiere sind ursprünglich wie der Mensch befähigt, 7 Licht-

arten wahrzunehmen. Sind nur 6 Sehzellen im Ommatidium, so brachte es eben keinen Nutzen, die 7. Lichtart wahrzunehmen. Die Fähigkeit fiel allmählich weg. Diese Ausführungen stehen im Widerspruch mit bekannten Tatsachen. Durch Experimente wurde festgestellt, daß Insecten die Farben sehr verschieden gut wahrnehmen. Vielfach finden wir eine oder wenige Lieblingsfarben. Auch ist nachgewiesen, daß die Ameisen ultraviolett wahrnehmen. DIETRICH schließt aber weiter: „Ist schon die Vielzahl der perzipierenden Elemente ein interessantes Problem, so erst recht die Tatsache, dass ihre ursprüngliche Achtzahl zur Sieben- bzw. Sechszahl reduziert worden ist. Auf Grund der Annahme, dass ein Rhabdomer qualitativ den andern völlig gleiche, ist dieses Verhalten einfach unerklärbar. Denn der Reizerfolg wird, wie HESSE (1908) ausführt, durch die grössere Zahl reizaufnehmender Zellen gesteigert und es wäre darum absurd, wenn im Laufe der phylogenetischen Entwicklung eine oder zwei derselben rückgebildet werden.“ Diesem Gedanken kann ich nicht beipflichten. Ich glaube, DIETRICH legt der Zahl der Zellen einen zu hohen Wert bei. Ich möchte die Rhabdomere für physiologisch gleichwertig halten. Die Reduktion der Zahl der Sehzellen dagegen erkläre ich mir auf folgende Weise. Ob wir im Ommatidium 6 oder 8 percipierende Zellen haben, kann nicht von großem Einfluß sein, wenn je der Zahl eine Bedeutung zukommt. Sonst müßten ja die Retinula der gutsehenden Insecten aus möglichst vielen Zellen bestehen und umgekehrt. Dies trifft aber nicht zu. Von ausschlaggebender Bedeutung dagegen ist die Zahl der Facetten: je mehr Facetten in einem bestimmten Winkelraume vorhanden sind, desto besser sieht das betreffende Tier. Wie bringt man am meisten Facetten in eine gegebene Fläche? Ohne Zweifel dadurch, daß man diesen eine sechseckige Form gibt (vgl. die Bienenwaben). Also der Querschnitt des Ommatidiums sollte womöglich sechseckig sein. Am einfachsten erreicht wird dies bei einer Zusammensetzung aus 6 Zellen. Die überflüssigen Zellen werden aus dem Bereiche des Rhabdoms herausgedrängt. Proximal oder distal vom Rhabdom können sie sich ferner erhalten. Hier ist genügend Raum vorhanden. Vielfach nützen sie, so gut dies möglich, ihre Lage noch aus. Die an das distale Ende des Rhabdoms verdrängte Zelle besitzt noch ihren ursprünglichen Charakter. Sie beteiligt sich, so gut sie kann, an der Rhabdombildung, indem sie ein reduziertes, mit den übrigen Rhabdomeren kaum zusammenhängendes Rhabdomer erzeugt. Auch in Zellen, die an das proxi-

male Ende des Rhabdoms verdrängt sind, kennt man solche isolierte Rhabdomere. HESSE beschreibt ein solches von *Dytiscus marginalis*. Er mißt diesem Basalorgan, wie er es nennt, eine wichtige Bedeutung bei. Es soll im besonderen Maße der Perception dienen, indem es nahe Gegenstände percipiert. Das Bild solcher Gegenstände fällt im Superpositionsauge sehr weit proximal. Indem also hier ein besonderes Organ gebildet wird, ist der Reiz ein anderer. Das Tier sieht den Gegenstand gut. Diese Ausführungen sind nicht richtig, denn im Superpositionsauge liegt das erzeugte Bild um so näher der Cornea, je geringer die Entfernung des Gegenstandes von der Cornea ist. Das Basalorgan würde also Bilder von entfernten Gegenständen percipieren. Bei den Trichopteren verliert die basale Zelle ihre ursprüngliche Funktion, sie wird zur Pigmentzelle. Sie übernimmt dadurch eine neue wichtige Funktion. Ihr Pigment absorbiert das am proximalen Ende des Rhabdoms austretende Licht.

Schluß.

CHUN sagt in „Atlantis“, am Ende des Abschnitts über die Leucht- und Sehorgane bei Tiefsee-Schizopoden und Sergestiden, er habe einen bescheidenen Versuch gemacht, die Gestaltung der Sehorgane, aus biologischen Gesichtspunkten heraus, dem Verständnis näher zu bringen. BEDAU sagt in seiner Arbeit über die Augen der Wasserwanzen: „Die Biologie der Tiere spiegelt sich in evidenter Weise im morphologischen Bau des Auges.“ DIETRICH äußert dieselbe Ansicht. Wer sollte diesen Zusammenhang auch leugnen wollen? Viele Tiere, besonders diejenigen mit gut entwickelten Sehorganen, lassen sich bei ihren Tätigkeiten in erster Linie von ihrem Gesichtssinn leiten. Dieser muß notwendig durch einen Wechsel der Lebensbedingungen sehr stark beeinflusst werden. Deshalb gilt vor allem für die Augen: ihr Bau ist in hohem Maße durch die biologischen Verhältnisse beeinflusst. CARRIÈRE kommt bei seinen Untersuchungen über diese Organe zu der Überzeugung, daß wir nicht berechtigt sind, aus dem Bau der Augen auf die systematische Stellung und die Verwandtschaft der Tiere zu schließen. Er sagt: „Alle bekannten Tatsachen sprechen auch gegen das Vererben von Sehorganen von einer Gruppe zur andern und für das spontane Auftreten derselben.“ HESSE spricht sich entgegengesetzt aus: „Natürlich können wir die systematische Stellung nicht auf ein Organsystem gründen, sondern nur auf die Gesamtorganisation.“

„Warum sollten gerade die Sehorgane sich weniger von einer Gruppe zur andern vererben. Diese Ansicht widerspricht den Tatsachen.“ Wir werden rückhaltlos HESSE beipflichten, der sich ja durch seine ausgedehnten, in besonderem Maße vergleichenden Untersuchungen einen weiten Blick geschaffen hat. Eine außerordentliche Variabilität zeichnet ganz besonders die Facettenaugen aus. Von Organen, die nur schattenhaft die Körper der nächsten Nähe wahrnehmen, finden wir alle Abstufungen bis zu solchen Augen, die auch auf größere Entfernungen Formen wahrnehmen. Diese Unterschiede stehen in engster Beziehung zu den biologischen Verhältnissen. Berücksichtigt man dies, so wird man außerdem mit vollem Recht auf den morphologischen Bau der Sehorgane verwandtschaftliche Beziehungen der Tiere untereinander gründen dürfen. JOHNS hebt die Gleichförmigkeit im Bau der Augen bei Schmetterlingen hervor. Bei KIRCHHOFFER tritt uns die Ähnlichkeit im Bau des Auges bei verwandten Käfern entgegen. Noch manches ließe sich in demselben Sinne anführen. Ich glaube, auch bei vorliegenden Untersuchungen ist eine Ähnlichkeit des Facettenauges bei verwandten Formen kaum zu leugnen. Das Auge von *Panorpa* ist ein Appositionsauge mit geringer Differenzierung. Die Sialiden bezeichnen einen Fortschritt. Cornea und Krystallkegel zeigen eine höhere Differenzierung. Sie sind fähig, das Licht zu einem kleinen Bündel zu sammeln, das Rhabdom, bei *Sialis* noch kreisförmigen Querschnitt zeigend, stellt bei *Raphidia* eine merkwürdige Zwitterbildung dar zwischen *Sialis* und den Megalopteren, zwischen Appositionsauge und Superpositionsauge. Wie das Tier in seiner äußeren Erscheinung und in seiner Lebensweise den Megalopteren nahe steht, so auch im Bau seines Facettenauges. Die Megalopteren, wenigstens die von mir untersuchten Formen, stellen eine eng geschlossene Gruppe dar. Nur *Ascalaphus* weicht mehr von den übrigen ab. Er unterscheidet sich aber auch nach seiner äußeren Erscheinung und Lebensweise von den übrigen. Als ausgesprochenes Taginsekt ist er am lebhaftesten, wenn die Sonne am heißesten brennt, während die andern in ihrem Versteck sich aufhalten. Doch auch er schließt sich in verschiedenen Punkten eng den andern an. Das Plasma der Sehzellen zeigt dieselbe eigentümliche Färbung. Das Rhabdom hat eine ähnliche Form. Die Nebepigmentzellen reichen von der Cornea bis zur Basalmembran. Am meisten charakteristisch für die Megalopteren ist aber ihr Tapetum. Die Trichopteren unterscheiden sich vielfach beträchtlich von den beiden andern Gruppen.

Die Corneafacette ist konvex-konkav und läßt keine Schichtung erkennen. Ist das Auge ein Superpositionsauge, so hat das Rhabdom gewöhnlich einen 6strahligen Querschnitt. Höchst bezeichnend aber ist die Eigenart der Sehzellen. Ihre Pigmentierung, ihre derben Zellgrenzen und ihr kaum gefärbtes Plasma sind auffällige Erscheinungen. Die Nebenzellen reichen nur bis zum Rhabdomteil der Retinula. Die beinahe schematische Gleichförmigkeit, die wenigstens bei den von mir untersuchten Formen waltet (*Hydro-psyche* mit ihrem Appositionsauge ausgenommen), beweist die strenge Geschlossenheit dieser Familie. Der Bau der Augen gibt keine Handhabe dafür, die hier in Betracht kommenden Insectengruppen als Ordnung Neuroptera enger zusammenzuschließen.

Literaturverzeichnis.

- BEDAU, K., Das Facettenauge der Wasserwanzen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 97, p. 417—456, 1911.
- BRAUER, F., Neuroptera austriaca, 1857, p. 35—64.
- CARRIÈRE, J., Die Sehorgane der Thiere, München und Leipzig 1885.
- CHUN, K., Atlantis, in: Zoologica, Vol. 19; Kap. 5. Ueber Tiefsee-Schizopoden, 1896.
- DEMOLL, R., Die Physiologie des Facettenauges, in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 2, p. 431—516, 1910.
- , Ueber die Augen und Augenstielreflexe von *Squilla mantis*, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., p. 171—212, 1908.
- DIETRICH, W., Die Facettenaugen der Dipteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 92, p. 465—539, 1909.
- EXNER, S., Die Physiologie der facettierte Augen von Krebsen und Insekten, Leipzig u. Wien 1891.
- GRENACHER, H., Untersuchungen über die Sehorgane der Arthropoden, Göttingen 1879.
- GÜNTHER, K., Die Sehorgane der Larve und Imago von *Dytiscus marginalis*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 100, p. 60—115, 1911.
- HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen, *ibid.*, Vol. 70, p. 347—473, 1901.
- , VIII. Weitere Tatsachen. Allgemeines, *ibid.*, Vol. 72, p. 565—656, 1902.
- , Das Sehen der niederen Tiere, Jena 1908.
- JOHANSEN, H., Die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae*, in: Zool. Jahrb., Vol. 6, Anat., p. 445—480, 1893.
- JOHNAS, Das Facettenauge der Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 97, p. 235—290, 1911.

- KIRCHHOFFER, O., Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer, in: Arch. Biontol., Vol. 2, p. 236—287, 1908.
- KOLBE, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin 1893.
- LEYDIG, F., Das Auge der Gliederthiere, Tübingen 1864.
- LINK, E., Ueber die Stirnagen der Neuropteren und Lepidopteren, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., p. 213—242, 1909.
- MATTHIESSEN, Die physiologische Optik der Facettenaugen unseres einheimischen Leuchtkäfers, in: Z. vergl. Augenheilkunde, Vol. 7.
- SCHMIDT, O., Die Form der Krystallkegel im Arthropodenaugen, in: Z. wiss. Zool., Suppl. zu Vol. 30, 1878.
- SCHULTZE, M., Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. 1868.
- ULMER, G., Die Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 5 und 6, 1909.
- ZIMMER, C., Die Facettenaugen der Ephemeriden, in: Z. wiss. Zool. Vol. 63, p. 236—262, 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Die Zeichnungen sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat entworfen. Feinere Strukturen sind ohne Apparat eingezeichnet. Das Pigment ist nach nicht entpigmentierten Präparaten in die nach entpigmentierten Präparaten entworfenen Zeichnungen farbig eingetragen. Die Zeichnungen Fig. 4, 6, 13, 16, 18 sind kombiniert. Die Gesamtbilder eines Auges sind nicht streng nach einem Präparat gezeichnet, sondern etwas schematisiert. Die histologischen Einzelheiten sind, wenn nichts anderes angegeben, mit LEITZ hom. Imm. $\frac{1}{12}$ und Ok. 3. ungef. 840 : 1 gezeichnet.

bm Basalmembran
c Cornea
cu Cuticula
G Ganglion
hy Hypodermis
ip Irispigment
iz Interellularraum
k Krystallkegel
kh Krystallkegelhülle
kz Krystallkegelzelle (SEMPER'sche Zelle)
kzk Kern einer Krystallkegelzelle
nb Faserbündel (Nerven?)
nf Nervenfasern
pc Processus corneae
pig. org pigmentiertes Organ

Pz Hauptpigmentzelle
Pzk Kern einer Hauptpigmentzelle
pz Nebepigmentzelle
pzk Kern einer Nebepigmentzelle
rh Rhabdom
rhr Rhabdomer
rp Retinapigment
ret Retinula
siz Sinneszelle
skm Secretmasse
sm Schaltmembran
sz Sehzelle
szk Kern einer Sehzelle
szp Sehzellpigment
tr Trachee
trk Kern, zu einer Trachee gehörig

Tafel 26.

Fig. 1, 2, 3 A—D. *Panorpa communis* L.

Fig. 1. Querschnitt durch den Kopf. Etwa in der Mitte des Auges. Das Pigment ist entfernt. Der Schnitt zeigt, daß gegen die Stirn zu (rostral) die Ommatidien kürzer werden. 80 : 1.

Fig. 2. Zwei Ommatidien im Längsschnitt. Das rechte mit Pigment. Es ist angegeben, an welchen Stellen die Querschnitte 3 A—D geführt sind. 500 : 1.

Fig. 3 A. Querschnitt durch die Krystallkegelzellen und die Krystallkegel. Man sieht das Netz der Nebenzellen.

Fig. 3 B. Querschnitt durch die Hauptpigmentzellen, nahe ihrem proximalen Ende.

Fig. 3 C. Querschnitt durch das Ommatidium, in Höhe der Kerne der Hauptpigmentzellen.

Fig. 3 D. Querschnitte durch die Retinula. Der eine zeigt die Anordnung des Pigments.

Tafel 27.

Fig. 4 u. 4 A—C. *Raphidia ophiopsis* SCHUM.

Fig. 4. Zwei Ommatidien im Längsschnitt. Das linke mit Pigment. 630 : 1.

Fig. 4 A. Querschnitt von Ommatidien innerhalb des Bereichs in dem zwei Rhabdome ausgebildet sind.

Fig. 4 B. Ommatidium quer. Nur noch ein Rhabdom ist vorhanden. An einem der Ommatidien ist die achte Zelle bereits vorhanden.

Fig. 4 C. Ommatidium quer; direkt über der Basalmembran. In einem derselben besitzt die basale Zelle noch einen großen Umfang, die andere ist weiter proximal getroffen.

Fig. 5—6. *Sialis lutaria* L.

Fig. 5. Frontalschnitt durch das Auge. An dem Rande der Chitinlamelle, der dem Körper des Tieres zugewandt ist, liegt das pigmentierte Organ. 80 : 1.

Fig. 6. Zwei Ommatidien im Längsschnitt. In dem linken ist das Pigment eingetragen. 630 : 1.

Tafel 28.

Fig. 7—8. *Sialis lutaria* L.

Fig. 7. Das pigmentierte Organ im Längsschnitt. Dieselbe Schnitt- richtung wie bei Fig. 5. 220 : 1.

Fig. 8. Das pigmentierte Organ im Querschnitt. 320 : 1.

Fig. 9—10 H. *Chrysopa vulgaris* SCHNEID.

Fig. 9. Ein Querschnitt des Kopfes etwa durch die Mitte des Auges. Das Pigment ist entfernt. 80 : 1.

Fig. 10. Längsschnitt zweier Ommatidien. Um die Nebenzellen hervortreten zu lassen, ist in dem Ommatidium rechts der Ton des Rhabdoms nicht angegeben. Linie geben die Stellen für die Querschnitte 10 A—H an. 840 : 1.

Fig. 10 A. Querschnitt. Es sind getroffen: die Corneafacette, die Krystallkegelzellen mit Kernen, der Krystallkegel und die Hauptpigmentzellen mit ihren Kernen.

Fig. 10 B. Querschnitt durch den proximalen Teil des Krystallkegels. Man sieht, wie die Nebenzellen an Umfang zunehmen und einen immer enger werdenden Raum umhüllen.

Fig. 10 C. Querschnitt eines Ommatidiums unter der Kernanschwellung. Es sind sieben Zellen vorhanden.

Fig. 10 D. Ein Querschnitt wenig tiefer. Man sieht die achte Zelle.

Fig. 10 E. Querschnitt durch drei Ommatidien in Höhe des isolierten Rhabdomers.

Fig. 10 F. Querschnitt durch das distale Ende des Rhabdoms. Einer der Strahlen zeigt eine Gabelung. Das siebte Rhabdomer ist also noch angedeutet.

Fig. 10 G. Querschnitt etwa durch die Mitte des Rhabdoms. Der äußerst dünne Plasmabelag ist kaum sichtbar.

Fig. 10 H. Querschnitt durch das proximale Ende des Rhabdoms, das nur noch schwache Rillen an seiner Oberfläche zeigt.

Tafel 29.

Fig. 11 u. 11 A—D. *Chrysopa phyllochroma* WASSM.

Fig. 11. Zwei Ommatidien im Längsschnitt. Man sieht das distale Ende der achten Zelle. Das Ommatidium rechts mit Pigment in Dunkelstellung, das linke bei Lichtstellung. Die Cornea ist weggelassen, da sie genau wie bei Fig. 10 beschaffen ist. 840 : 1.

Fig. 11 A. Querschnitt zweier Ommatidien in Höhe des isolierten Rhabdomers.

Fig. 11 B. Querschnitt durch das distale Rhabdomende. Man erkennt, daß das Rhabdom hier siebenstrahlig ist. Die sieben Strahlen sind aber nicht gleichwertig.

Fig. 11 C. Querschnitt durch das proximale Rhabdomende. Man sieht deutlich die sechs dasselbe bildenden Zellen und in jeder eine Neurofibrille.

Fig. 11 D. Querschnitt direkt über der Basalmembran. Die Zellen, welche die durchtretenden Ommatidien einrahmen, sind Nebenzellen, welche hier eine Schaltmembran bilden (vgl. Fig. 13 K). Man sieht nur sechs Retinulazellen durch die Basalmembran treten.

Fig. 12 u. 12 A—C. *Osmylus chrysops* L.

Fig. 12. Zwei Ommatidien im Längsschnitt. Das Ommatidium links bei Dunkelstellung des Pigments, dasjenige rechts bei Lichtstellung. Am Ommatidium rechts erkennt man die Form der achten Zelle. 840:1.

Fig. 12 A. Querschnitt von drei Ommatidien in Höhe der achten Zelle.

Fig. 12 B. Querschnitt eines Ommatidiums durch die Mitte des Rhabdoms.

Fig. 12 C. Querschnitt zweier Ommatidien direkt über der Basalmembran. Die Tracheen haben sich zu drei bzw. vier Ästen vereinigt.

Tafel 30.

Fig. 13 u. 13 A—L. *Myrmeleon formicarius* L.

Fig. 13. Zwei Ommatidien im Längsschnitt. Die Cornea ist nicht gezeichnet. ca. 500:1. Die Lage der Querschnitte A—K ist durch die entsprechenden Buchstaben bezeichnet.

Fig. 13 A. Querschnitt durch den Krystallkegel. Die Kerne der Hauptpigmentzellen sind getroffen.

Fig. 13 B. Querschnitt durch die Stelle, an der sich der Krystallkegel verjüngt.

Fig. 13 C. Querschnitt durch den Krystallkegelfaden; genau nach dem Präparat gezeichnet sind die Umrisse, die Plasmastruktur ist nicht eingetragen.

Fig. 13 D. Querschnitt durch die distale Kerngruppe.

Fig. 13 E. Querschnitt von drei Ommatidien durch ihren Verbindungsfaden. Jedes Ommatidium hat seinen eigenen Kranz von Nebenzellen.

Fig. 13 F. Querschnitte durch das Rhabdomer der achten Zelle und das distale Ende des Rhabdoms. Man kann verfolgen wie das Rhabdomer der achten Zelle allmählich ausscheidet.

Fig. 13 G. Querschnitt über der Mitte des Rhabdoms. An den Tracheen ist ein Hohlraum nicht zu erkennen.

Fig. 13 H. Querschnitt durch das proximale Ende des Rhabdoms. Die Tracheenwände sind hier sehr stark lichtbrechend.

Fig. 13 J. Querschnitt in geringer Entfernung über der Basalmembran. Man kann acht Zellen zählen.

Fig. 13 K. Querschnitt durch die Enden der Nebenzellen, welche hier die Schaltmembran bilden.

Fig. 13 L. Längsschnitt durch den proximalen Teil einer Retinula. Basal- und Schaltmembran.

Tafel 31.

Fig. 14—18 C. *Ascalaphus macaronius* SCOP.

Fig. 14. Form des Auges beim Blick auf Scheitel und Stirn des Kopfes. Haare und Antennen sind entfernt.

Fig. 15. Das rechte Auge von der Seite gesehen.

Fig. 16. Schnitt durch das Auge in der Richtung $a-b$ in Fig. 15. Das Pigment ist entfernt. Die Ganglien werden bei einem solchen Schnitt nicht alle getroffen. Sie sind nach anderen Schnitten hinzugefügt. Die Buchstaben a u. b bezeichnen die Stellen des Cornealrandes, auf welche die Pfeile in Fig. 15 weisen. 50 : 1.

Fig. 17. Längsschnitt durch Corneafacetten und Krystallkegel, die der Grenze zwischen Dorsal- und Seitenauge angehören.

Fig. 18. Links ein Ommatidium des Dorsalauges. Der Verbindungsfaden ist nicht in seiner ganzen Länge gezeichnet. Rechts ein Ommatidium des Seitenauges. 300 : 1. r gelber Rahmen um die Cornealfacette.

Fig. 18 A. Querschnitt durch die Krystallkegelzellen mit Kernen.

Fig. 18 B. Querschnitt etwa durch die Mitte des Krystallkegels. Einer der Kerne der Hauptpigmentzellen ist getroffen.

Fig. 18 C. Querschnitt durch das Rhabdom.

Tafel 32.

Fig. 19—19 H. *Rhyacophila dorsalis* CURT.

Fig. 19. Längsschnitt zweier Ommatidien. Das linke mit Dunkelstellung, das rechte mit Lichtstellung des Pigments. Im rechten Ommatidium ist das Retinapigment nicht eingezeichnet, so ist die achte Zelle sichtbar.

Die folgenden Figuren zeigen das Auge in Dunkelstellung.

Fig. 19 A. Querschnitt durch die Stelle, an der sich der Krystallkegel verjüngt.

Fig. 19 B. Querschnitt; die Kerne der Hauptpigmentzellen sind getroffen.

Fig. 19 C. Querschnitt durch das distale Ende der Retinula. Nur fünf Zellen sind vorhanden. Die zwei anderen Zellen beginnen erst etwas tiefer. Das Präparat ist nahezu entpigmentiert.

Fig. 19 D. Querschnitt; das isolierte Rhabdomer ist getroffen, es stößt in der Achse der Retinula mit der Spitze des Rhabdoms zusammen.

Fig. 19 E. Querschnitt; etwa durch die Mitte des Rhabdoms.

Fig. 19 F. Querschnitt durch das proximale Ende des Rhabdoms. Man sieht die achte Zelle auftreten an einem Ende eines Strahles; entpigmentiert.

Fig. 19 G. Querschnitt; der Kern der achten Zelle ist getroffen.

Fig. 19 H. Querschnitt über der Basalmembran. Alle Zellen sind gleichwertig. In jeder ist eine Neurofibrille erkenntlich.

Fig. 20. *Rhyacophila septentrionis* MC LACHL. Querschnitt durch die Kernanhäufung. Man sieht wie einzelne Zellen benachbarter Retinula zusammenstoßen. Die Zellgrenzen der Nebenzellen bilden ein unregelmäßiges Netz zwischen den Ommatidien.

Fig. 21—23. *Halesus interpunctatus* ZETT. Auge in Lichtstellung. Vgl. die folgenden Querschnitte mit dem linken Ommatidium in Fig. 19.

Fig. 21. Querschnitt; die Plasmafäden, welche die Pigmentkolben mit ihren Zellen verbinden, sind getroffen. Außerdem die distalen Enden der zwei Zellen, welche keine Pigmentkolben besitzen.

Fig. 22. Querschnitt durch die Pigmentkolben, die hier einen weiten Ring bilden.

Fig. 23. Querschnitt durch die Stelle, an der das isolierte Rhabdomer beginnt. Man sieht den Querschnitt des Verbindungsfadens.

Tafel 33.

Fig. 24—25. *Halesus interpunctatus* ZETT.

Fig. 24. Querschnitte durch das isolierte Rhabdomer. An zwei Ommatidien kann man verfolgen, wie das Rhabdomer allmählich aufhört.

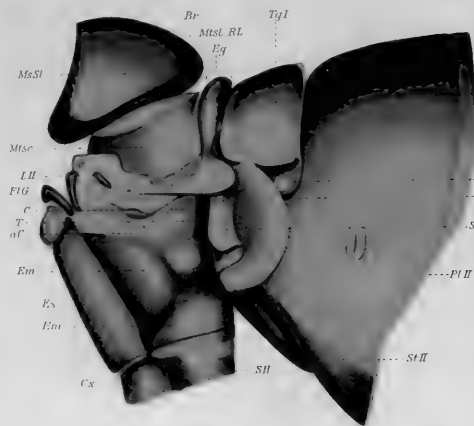
Fig. 25. Querschnitt durch das Rhabdom. Nur an seiner Peripherie ist eine körnige Plasmastruktur erkenntlich.

Fig. 26—27. *Hydropsyche angustipennis* CURT.

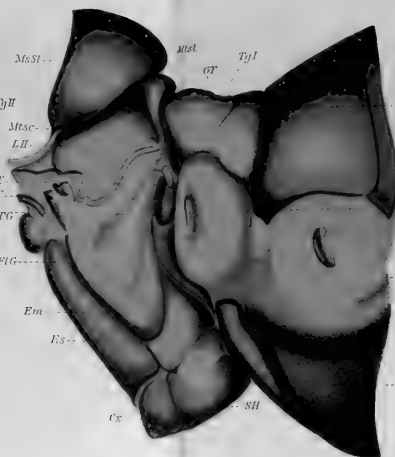
Fig. 26. Frontalschnitt durch das Auge.

Fig. 27. Zwei Ommatidien im Längsschnitt. Das rechte mit Pigment.

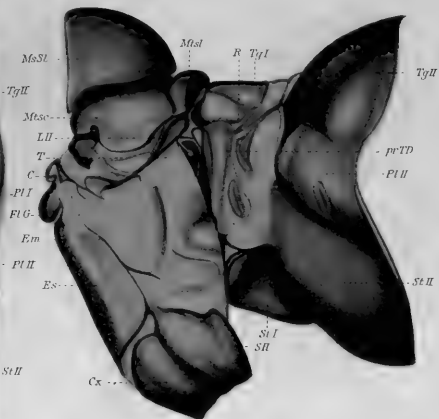




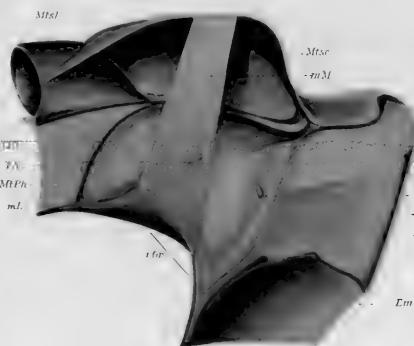
1. *Catocala*



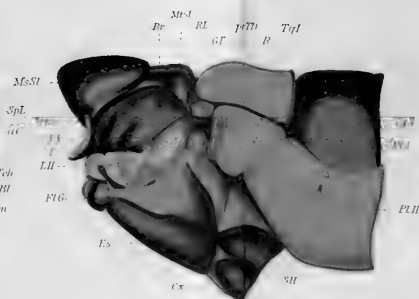
2. *Phalera*



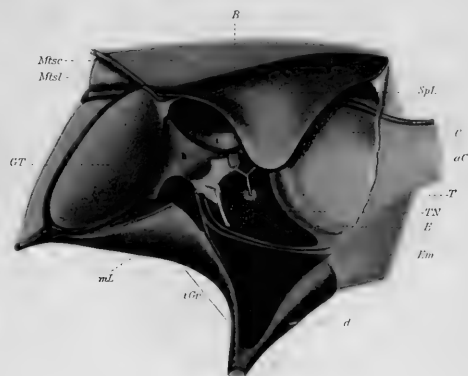
3. *Spilosoma*



5. *Catocala*

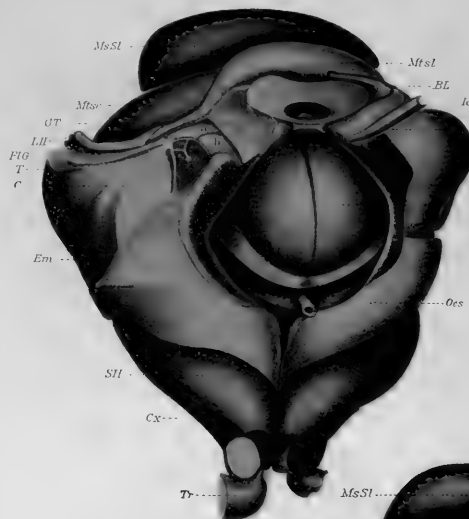


4. *Lithidia*

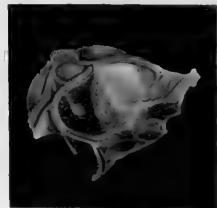


6. *Catocala*

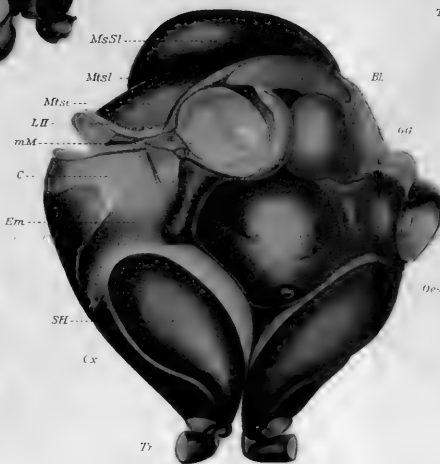




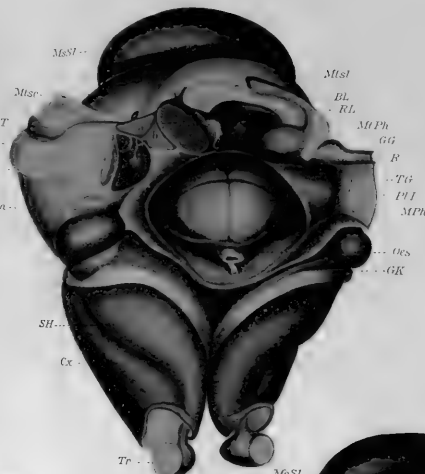
7. *Spitosoma*



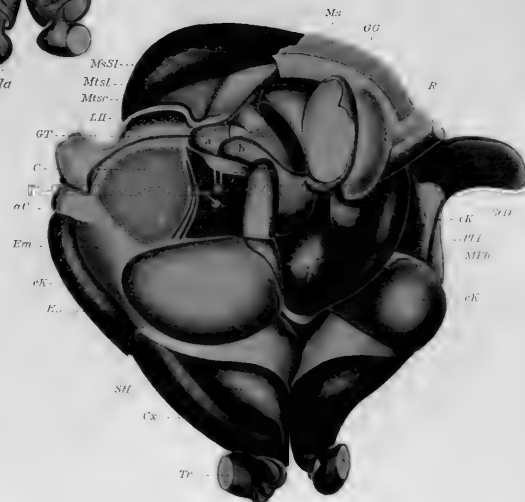
11.



9. *Dilohia*



8. *Catocala*



10. *Plusia*



12.





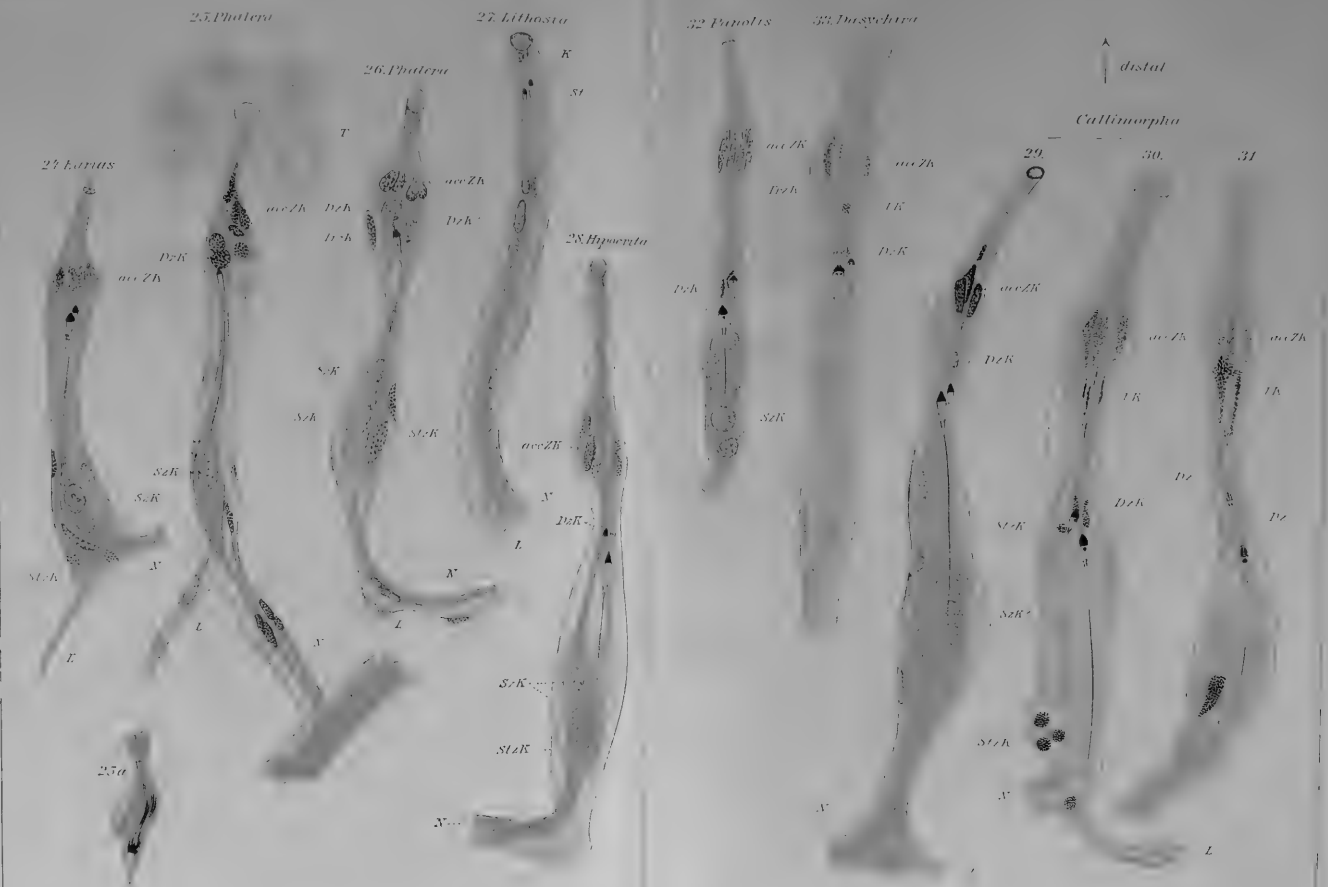




Fig. 37. Imago.

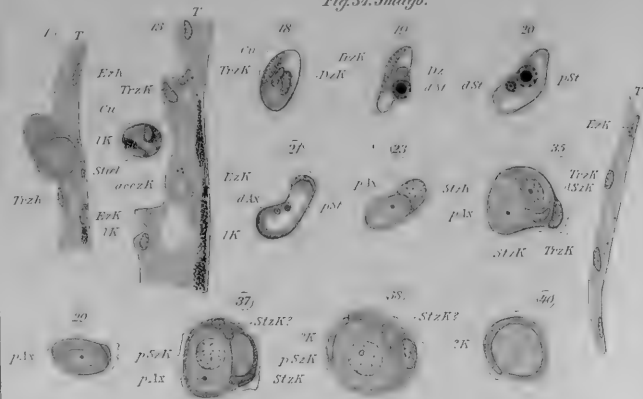
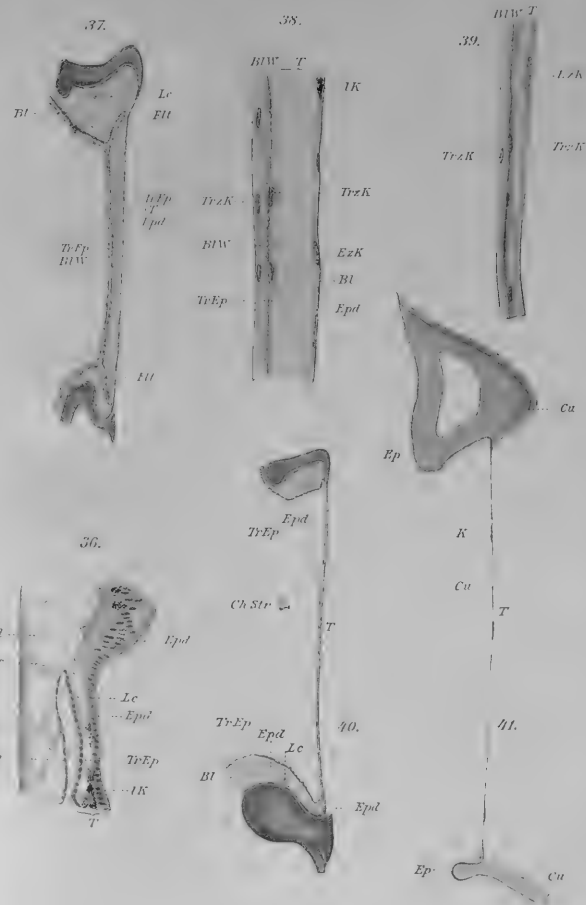
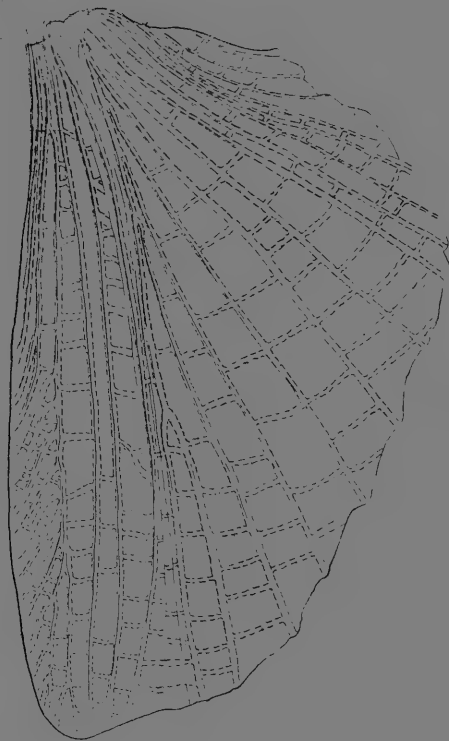
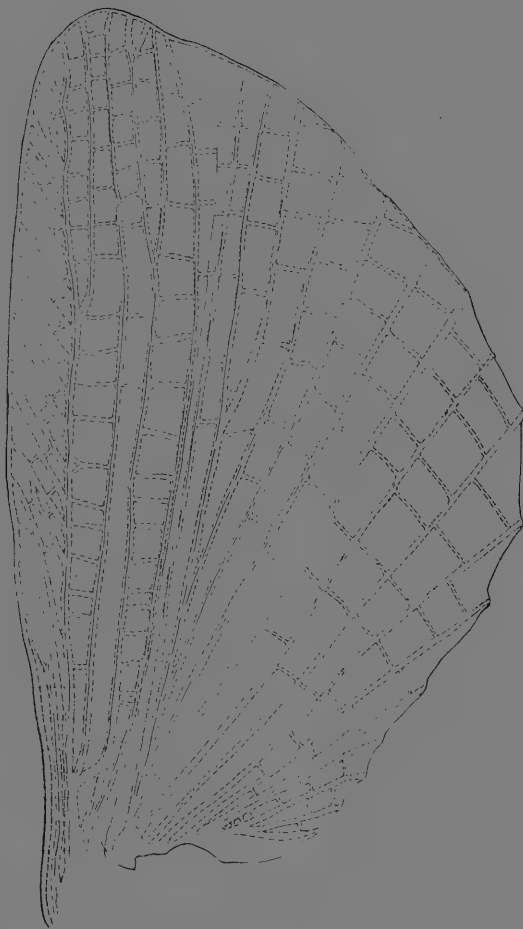
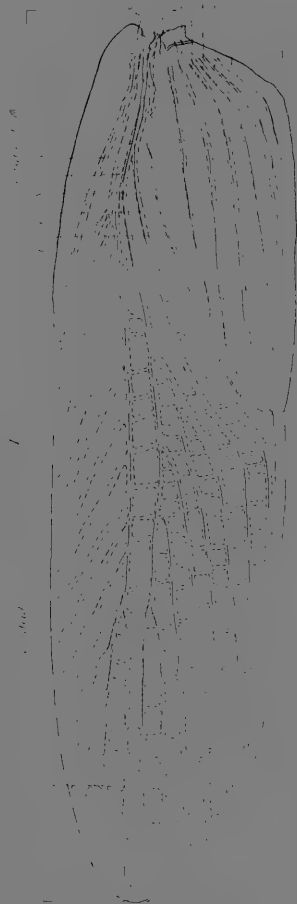


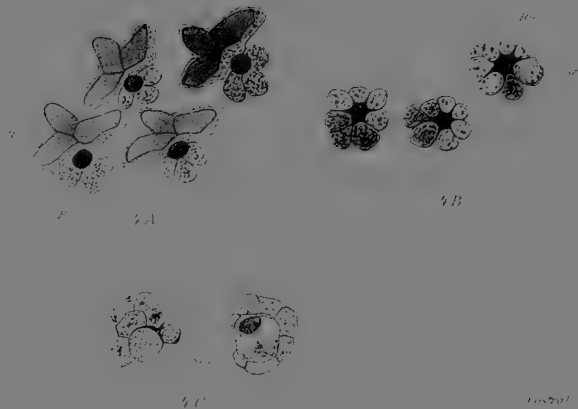
Fig. 38. Puppe.



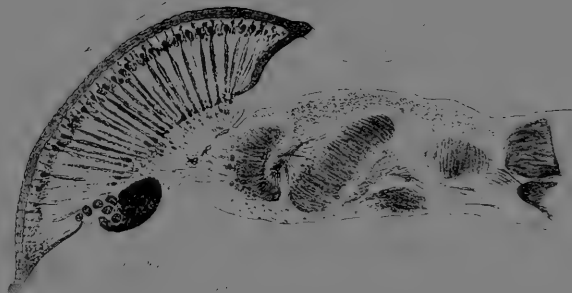




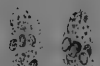
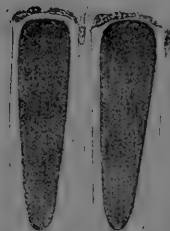
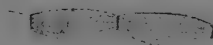
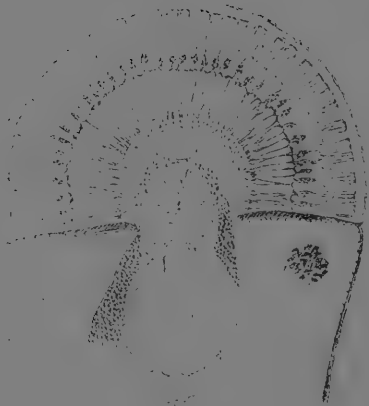
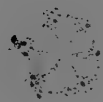
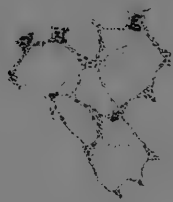
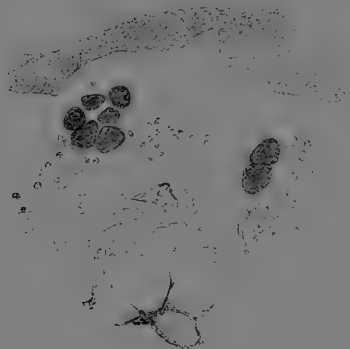
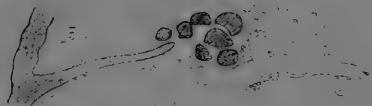




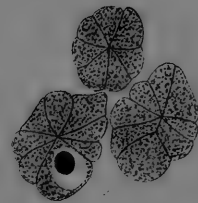
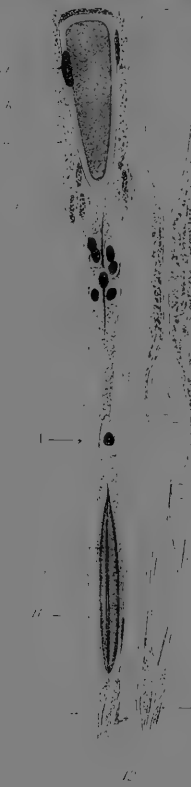
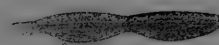
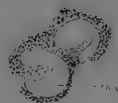
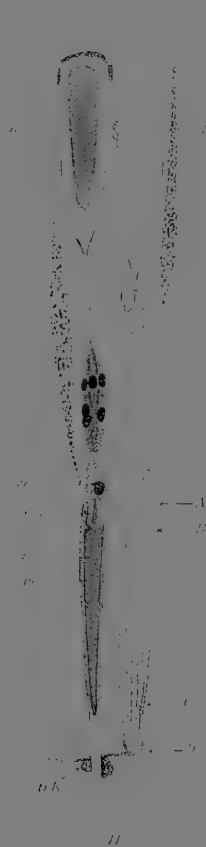
Neuroptera, Hymenoptera, Fig. 8



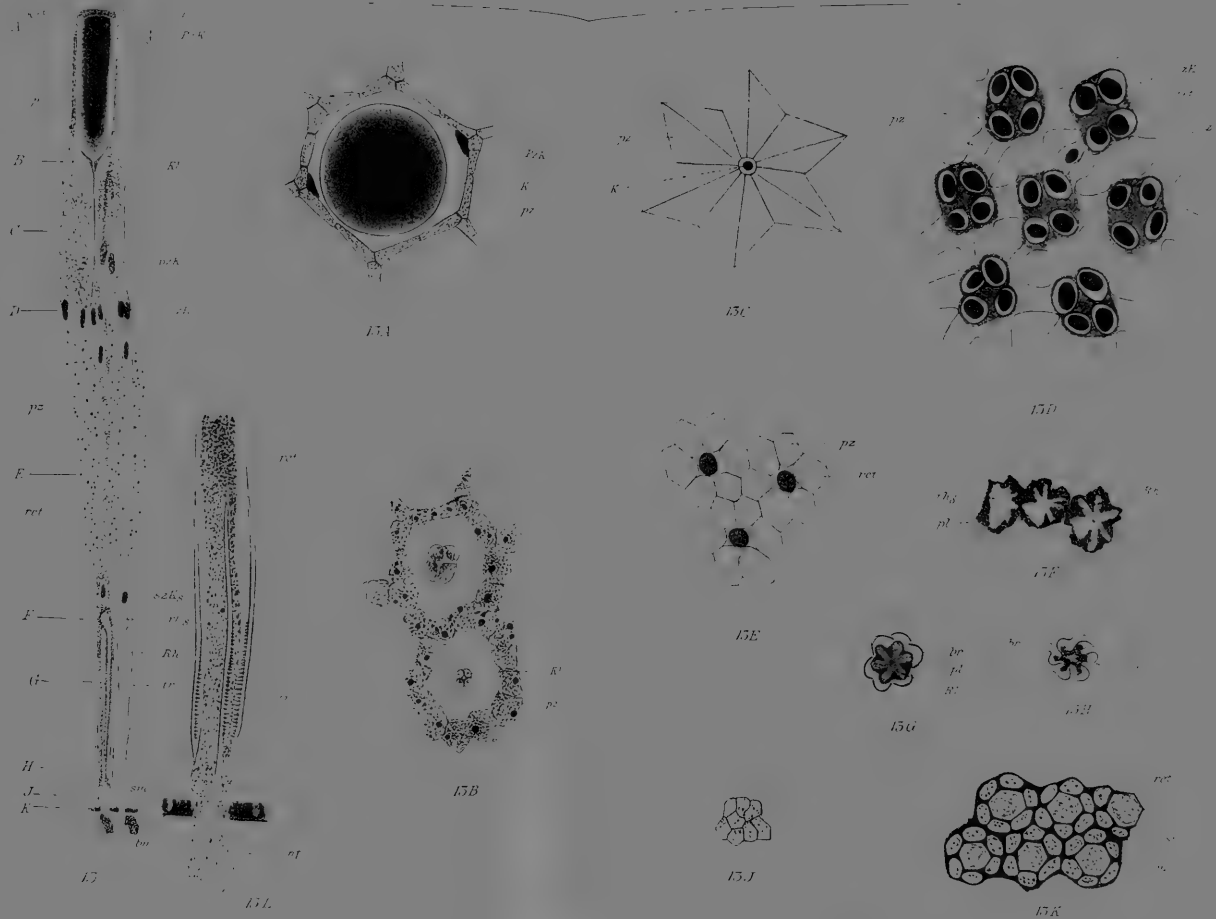






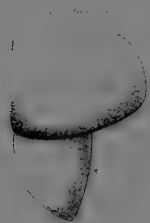






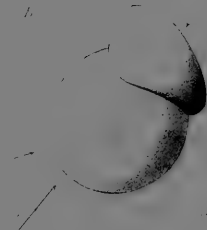
Page 2 of 2 (in starfish)





Amph. v. p. v. v. v.

14

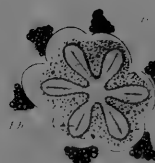


Amph. v. p. v. v. v.

15



16



18



19

20

21

22

23

24

25

26

27

28

29

30

31

32

33

34

35

36

37

38

39

40

41

42

43

44

45

46

47

48

49

50

51

52

53

54

55

56

57

58

59

60

61

62

63

64

65

66

67

68

69

70

71

72

73

74

75

76

77

78

79

80

81

82

83

84

85

86

87

88

89

90

91

92

93

94

95

96

97

98

99

100

101

102

103

104

105

106

107

108

109

110

111

112

113

114

115

116

117

118

119

120

121

122

123

124

125

126

127

128

129

130

131

132

133

134

135

136

137

138

139

140

141

142

143

144

145

146

147

148

149

150

151

152

153

154

155

156

157

158

159

160

161

162

163

164

165

166

167

168

169

170

171

172

173

174

175

176

177

178

179

180

181

182

183

184

185

186

187

188

189

190

191

192

193

194

195

196

197

198

199

200

201

202

203

204

205

206

207

208

209

210

211

212

213

214

215

216

217

218

219

220

221

222

223

224

225

226

227

228

229

230

231

232

233

234

235

236

237

238

239

240

241

242

243

244

245

246

247

248

249

250

251

252

253

254

255

256

257

258

259

260

261

262

263

264

265

266

267

268

269

270

271

272

273

274

275

276

277

278

279

280

281

282

283

284

285

286

287

288

289

290

291

292

293

294

295

296

297

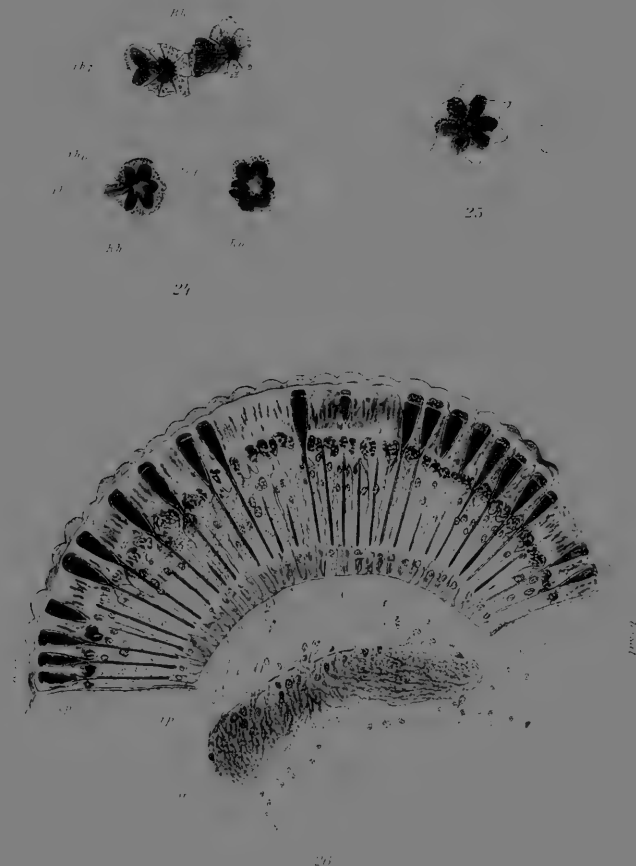
298

299

300







*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über Hautsinnesorgane bei *Spinax niger* BON.

II. Die embryologische Entwicklung.

Von

Gudran Rund.

Mit Tafel 34—37 und 20 Abbildungen im Text.

Vorwort.

Die Veranlassung zu dieser Arbeit war eine Aufforderung von Fräulein Prof. KRISTINE BONNEVIE, die von stud. real. LIE begonnenen, jedoch infolge seines Todes i. J. 1909 unvollendet gebliebenen Untersuchungen über die Entwicklung der Hautsinnesorgane bei *Spinax niger* fortzusetzen. Gleich zu Beginn seiner Arbeit wurde nämlich festgestellt, daß in bezug auf diese Frage verschiedene Mißverständnisse aufzuklären und Lücken auszufüllen waren. Da das vorliegende Material an Vollständigkeit alles übertraf, was je zu jemandes Verfügung gestanden hatte, konnte man die beste Hoffnung hegen, dadurch die Entwicklung dieser eigentümlichen Organe auf befriedigendere Weise beleuchten zu können.

Bei seinem Tode hinterließ stud. LIE eine Anzahl Zeichnungen von den verschiedenen Entwicklungsstadien der Sinneslinien und der LORENZINI'schen Ampullen, mit einigen Anmerkungen über die Entwicklung der Sinneslinien; leider erwies sich aber das ganze als zu fragmentarisch, um veröffentlicht werden zu können. Fräulein Prof. BONNEVIE ersuchte mich, mir das ganze wertvolle Material zur Verfügung stellend, seine Pläne zum Abschluß zu bringen. Was LIE's Unter-

suchungsergebnisse anbelangt, so erlaube ich mir auf den Schluß meines Literaturberichtes hinzuweisen.

Die Arbeit ist im Zool. Laboratorium der Universität in Kristiania ausgeführt.

Kristiania, Mai 1915.

Frühere Literatur.

Die reiche Literatur über die Hautsinnesorgane der Elasmobranchier ist von früheren Verfassern wiederholt ausführlich referiert worden, wie z. B. von LEYDIG (27), BOLL (5), MERKEL (30), GARMAN (22), EWART (17), MINCKERT (31) und RUUD (34). Ich will daher hier nur eine Übersicht über die Arbeiten geben, die sich speziell mit der Entwicklung der Organe beschäftigen; von solchen liegen nicht besonders zahlreiche vor.

Auch in dieser Hinsicht bildet BALFOUR den Ausgangspunkt, indem er in seinem „Monograph on the development of Elasmobranch Fishes“ 1878, eine Beschreibung der Entwicklung der Seitenlinie gibt und auch einige vereinzelte Bemerkungen über die Entwicklung der Hautsinnesorgane des Kopfes. Späterhin liefern MITROPHANOW 1892¹⁾ und KLINKHARDT (1905) ausführliche Beschreibungen der allerfrühesten Entwicklungsstadien des Seitenliniensystems, der sogenannten Ectodermfelder, und ihrer Verbindungen mit den Kopfganglien. MINCKERT (1901) beschreibt eine ganz dichte Reihenfolge von Entwicklungsstadien der LORENZINI'schen Ampullen, BROHMER (1908) ergänzt wesentlich MINCKERT, aber berührt auch ganz kurz die Entwicklung der Sinneslinien; beide geben Darstellungen der topographischen Verteilung der Organe bei mittelgroßen *Spinax*-Embryonen.

Endlich beschreibt ALLIS (1902) den Bau der Hautsinnesorgane an 3 Embryonalstadien von *Mustelus vulgaris*.

Außerdem liegen viele Arbeiten vor, die die Entwicklung des Sinnesliniensystems mehr indirekt streifen. In der reichen Literatur z. B. über die Entwicklung der Hirnnerven, die Segmentierung des Kopfes usw., stößt man fortwährend auch auf Abbildungen und Be-

1) MITROPHANOW, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Die Entwicklung der Nerven und die Anlage der Seitenorgane, Warschau 1892. — Etude embryogénique sur les Sélachiens, in: Arch. Zool. exp. (3), Vol. 1, 1892. Referat bei KLINKHARDT.

schreibungen von einzelnen Teilen des Sinnesliniensystems mit ihren zugehörigen Nerven, hauptsächlich auf frühen Embryonalstadien, aber es finden sich auch ausnahmsweise Mitteilungen über ihre spätere Entwicklung. Ich erwähne hier nur folgende Arbeiten: BEARD (1884), mehrere von DOHRN's „Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers“, ferner FRORIEP (1891), NISCHIKAWA (1898) und BROHMER (1909), die beiden letztgenannten bei Beschreibungen von *Chlamydoselachus anguineus*-Embryonen.

Mit Ausnahme von MINKERT (1902), BROHMER (1908) und ALLIS (1902) beziehen sich alle erwähnten Arbeiten auf sehr frühe Embryonalstadien. Da ich selbst von diesen ganz frühen Stadien kein gutes Material gehabt habe und als Ausgangspunkt ein etwas weiter fortgeschrittenes als das von KLINKHARDT beschriebene älteste Stadium (III) wählte, will ich, bevor ich zu meinen eigenen Untersuchungen übergehe, MITROPHANOW's und KLINKHARDT's Arbeiten, die also speziell die frühesten Embryonalstadien des Sinnesliniensystems behandeln, etwas ausführlicher referieren.

MITROPHANOW's Arbeit kenne ich leider nur durch KLINKHARDT's Referat, da weder sein russisches Hauptwerk noch der französische Auszug daraus auf der hiesigen Bibliothek vorhanden sind.

Nach KLINKHARDT's Bericht machte MITROPHANOW seine Untersuchungen an *Acanthias*- und *Raja*-Embryonen, und er hat gefunden, daß alle Sinnesorgane sich aus einem zusammenhängenden Streifen von verdicktem Ectoderm entwickeln, der sich auf dem G-Stadium (BALFOUR's) als ein breites Band vom Neuroporus nach hinten die beiden Körperseiten entlang erstreckt. Aus dem vordersten Teil dieses Ectodermstreifens entwickeln sich die Nase und die Augenlinsen, der hinterste Teil spaltet sich in die Ohranlage und ein zusammenhängendes Feld von verdicktem Ectoderm über die ganze Kiemenregion.

Dieses „Kiemenfeld“ enthält die Anlage des ganzen Sinnesliniensystems. Von seiner vordersten Kante wächst ein Streifen nach vorn über das Auge hin, das „Supraorbitalfeld“, und im rechten Winkel zu diesem ein ähnlicher Streifen hinter dem Auge hinunter, das „Infraorbitalfeld“. Aus diesen beiden Feldern entwickeln sich die Hautsinnesorgane des Kopfes. Ferner bilden sich gesonderte Verdickungen über der 2., 3. und 4. Kiemenspalte, die während der Entwicklung in die Anlage der Seitenlinie gelangen, die, von der hintersten Kiemenspalte ausgehend, ohne Unterbrechung nach hinten wächst.

Was die Entwicklung der zugehörigen Ganglien anbetrifft, so schließt sich KLINKHARDT ganz an MITROPHANOW's Darstellung an und referiert daher keine von MITROPHANOW's diesbezüglichen Beschreibungen.

KLINKHARDT's Darstellung gründet sich auf Schnittserien von 3 Embryonalstadien von *Spinax niger*, entsprechend BALFOUR's Stadien: K, L und M—N, was nach meinen eigenen Erfahrungen Embryonen von der Länge von ca. 8, 15 und 20 mm entsprechen würde. Von diesen Stadien gibt er graphische Rekonstruktionen, die die Entwicklung der Ectodermfelder und der zugehörigen Ganglien zeigen.

In einigen Punkten weicht KLINKHARDT's Beschreibung der Ectodermfelder von derjenigen MITROPHANOW's ab. KLINKHARDT führt eine neue Bezeichnung, das „Ciliarfeld“, für die Ectodermverbindung des Ciliarganglions ein; diese war doch schon zuvor z. B. von VAN WIJHE beobachtet und erwähnt worden. Nach KLINKHARDT wird das Ciliarfeld später in das Infraorbitalfeld aufgenommen, dessen Entwicklung er im ganzen im Vergleich zu MITROPHANOW's Darstellung als eine bedeutend kompliziertere auffaßt. Ich komme jedoch später darauf zurück.

KLINKHARDT faßt seine Resultate über die Ectodermverdickungen des Kopfes in 5 Punkte zusammen, deren Hauptinhalt in Kürze folgender ist: in der Kopfreion kann man 4 Ectodermfelder unterscheiden: 1. das Kiemenfeld, 2. die Supra- und 3. Infraorbitalfelder und 4. das Ciliarfeld. Hiervon hängen Supraorbital- und Kiemenfeld von Anfang an miteinander zusammen, während das Ciliarfeld im Laufe der Entwicklung eine Verbindung mit dem Infraorbitalfelde eingeht. Aus diesen Feldern entwickeln sich die Kopfsinneslinien und wahrscheinlich auch die LORENZINI'schen Ampullen. Zu den Supra- und Infraorbitalfeldern gehören die beiden Facialisäste Ram. ophthalmicus superficialis und Ram. buccalis; diese beiden Felder enthalten die Anlagen zu den gleichnamigen Sinneslinien.

In einem anderen Hauptabschnitt seiner Arbeit behandelt K. sehr eingehend die Ganglienentwicklung und ihr Verhalten zum Ectoderm. Er findet hier in Übereinstimmung mit dem, was schon mehrmals früher u. A. von VAN WIJHE und FRORIEP mitgeteilt worden war, daß alle Ganglien der Kiemenregion, Acusticus-Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, bei jedem Kiemenbogen zwei verschiedene Verbindungen mit der Haut eingehen, eine laterale und eine epibranchiale. Von diesen liegen „die Lateralverbindungen ungefähr auf der Höhe der Chorda oder etwas ventral davon. Aus den Ver-

bindungsstellen bildet sich später der betreffende Teil der Sinneslinien“.

Die Epibranchialverbindungen liegen an der dorsocaudalen Wand jeder Kiemenspalte. Ihr weiteres Schicksal interessiert an dieser Stelle nicht.

Bei einem einzigen *Torpedo*-Embryo fand KLINKHARDT auch beim Trigemini zwei Verbindungen mit der Haut, doch wagt er nicht diese mit den Lateral- und Epibranchialverbindungen der hinterliegenden Ganglien gleichzustellen.

Über die weitere Differenzierung der Sinneslinien und möglicherweise auch der LORENZINI'schen Ampullen dieser Ectodermfelder finden sich nur gelegentliche Erläuterungen von geringem Wert vor. Eine Ausnahme bildet MINKERT's Arbeit über die Ampullen. MINKERT beobachtete, auf welche Weise Ampullengruppen sich aus verdickten Ectodermfeldern entwickeln, gibt aber keine Aufklärung über Verbindungen dieser Ampullen„felder“ mit den von KLINKHARDT und MITROPHANOW beschriebenen Sinneslinien„feldern“.

Was speziell die Lumenbildung der Sinneslinien angeht, so sind die Angaben hierüber ziemlich widersprechend: BALFOUR meinte, daß die lineare Ectodermverdickung vom Ectoderm in das Bindegewebe eingesunken sei und sich als kompakter Zellenstrang abgeschnürt habe und die spätere „tubular form is due to a hollowing out of the lateral line itself and rearrangement of its cells“.

Diese Aushöhlung begann seiner Meinung nach von hinten, wobei er sich irreleiten ließ durch die Falte, die die Seitenlinienanlage während ihres Wachstums vor sich herschiebt; den Raum zwischen der Hautfalte und der eigentlichen Sinneslinienverdickung deutete er als die beginnende Lumenbildung.¹⁾

Späterhin schließt sich auch SOLGER BALFOUR's Theorie an, während die meisten Forscher, wie z. B. VAN WIJHE, MITROPHANOW und KLINKHARDT, meinen, daß der Kanal sich durch eine rinnenförmige Einsenkung des verdickten Teiles bildet, worüber schließlich die Ränder zusammenwachsen, so daß die Anlage in Form eines röhrenförmigen Kanals von der Haut abgeschnürt wird. Von diesem Rohre wachsen später die Seitenkanäle zur Oberfläche hin aus.

ALLIS schließt sich am nächsten BALFOUR an, indem er augen-

1) Bewiesen von VAN WIJHE. Dieselbe Hautfalte wurde späterhin auch von DOHRN (1902), ebenso von BROHMER und NISHIKAWA an *Chlamydo-selachus* beobachtet und abgebildet, wahrscheinlich auch von MITROPHANOW, während KLINKHARDT ihre Existenz leugnet.

scheinlich auch annimmt, daß die Anlage als kompakter Zellenstrang eingesenkt wird und daß der Hohlraum nachher durch eine Art Dehiscenzprozeß entsteht. Übrigens war ALLIS sich dessen bewußt, daß sein Material nicht dazu ausreichte, um sich eine einigermaßen sichere Vorstellung über die Entwicklung der Organe zu bilden.

Bevor ich diesen Überblick der Literatur abschließe, muß ich die von stud. real. LIE im Zoologischen Laboratorium der Universität Kristianias ausgeführten Untersuchungen erwähnen. Er hinterließ, wie schon früher bemerkt, eine Reihe Zeichnungen sowohl von Sinneslinien als auch von Ampullen auf verschiedenen Embryonalstadien und etliche Notizen über die Sinneslinienentwicklung. Hier von sind die sich auf die Lumenbildung der Sinneslinie beziehenden Resultate von größtem Interesse, weil er beweist, daß weder BALFOUR'S Dehiscenztheorie noch die Theorie von der rinnenförmigen Einsenkung mit den tatsächlichen Verhältnissen übereinstimmen, jedenfalls nicht bei *Spinax niger*. Ich referiere in aller Kürze seine Resultate in dieser Hinsicht.

Indem der Nerv sich von der strangförmigen Ectodermverdickung löst, bleibt er, wie bekannt, durch eine Reihe von Seitenästen mit der Anlage der Sinneslinie in Verbindung. Dort, wo die Nervenäste eindringen, entstehen durch weitere Differenzierung die späteren Sinnesorgane. Während der weiteren Entwicklung werden dieselben in das Bindegewebe hinabgezogen, so daß hier zunächst eine grubenförmige Einsenkung der Ectodermverdickung entsteht, die sich allmählich in einen kurzen Kanal, den späteren Seitenkanal, verwandelt. Zwischen den Sinnesorganen, welche somit stets in freier Verbindung mit der Oberfläche stehen ¹⁾, löst die Sinneslinienanlage sich vom Ectoderm in Form eines kompakten Zellenstranges ab. Während des Wachstums dringt der Hohlraum von den Seitenkanälen durch den kompakten Zellenstrang hindurch, bis dieser vollständig röhrenförmig ist.

Im übrigen hat er eine Einwanderung von Ectodermzellen in die embryonalen Nervenzellen beobachtet, die er in ziemlicher Übereinstimmung mit DOHRN in dessen Studie XVII darstellt.

Endlich ist er wohl der Erste, der beobachtet hat, daß die beiden Infraorbitalkanäle (der rechte und der linke) auf der Ventralseite des Rostrums völlig getrennt bis zu dessen Spitze wachsen

1) Im Widerspruch zu ALLIS (1902), der die Anlage der Seitenkanäle bei *Mustelus* von Anfang an als kompakte Zellenstränge beschreibt.

und erst ziemlich spät auf einer kurzen Strecke in der Medianlinie verschmelzen.

Material und Methoden.

Alles Material, das diesen Untersuchungen zugrunde liegt, ist auf der biologischen Station in Dröbak gesammelt worden. Student LIE hat im Zoologischen Laboratorium eine Reihe Schnittserien angefertigt, wie Querschnittserien durch die ganze Kopfregion von Embryonen, die 17, 20, 23, 29 und 36 mm lang waren, von der Schnauzenspitze bis zur Augenregion von Embryonen, deren Länge 40, 55, 75 und 85 mm betrug und von denen einige beinahe reif waren. Die Embryonen waren nach ZENKER, TELLYESNIZKY oder in Pikrinsublimat fixiert, mit DELAFIELD's Hämatoxylin und alkoholischem Eosin in toto gefärbt. Die Dicke der Schnitte betrug 10 μ .

Außerdem befanden sich im Institut eine Menge Embryonen in den verschiedensten Entwicklungsstadien. Sie waren nach demselben Verfahren fixiert und in 96% Alkohol aufgehoben. Dieses Material eignete sich wohl kaum mehr zu histologischen Untersuchungen, lieferte aber vortreffliche topographische Übersichtsbilder, speziell die nach ZENKER und TELLYESNIZKY fixierten Embryonen, wo das dünne Ectoderm sich vom Bindegewebe losgelöst hatte. Hier sah man die Poren der Sinneslinien und Ampullen und die Spaltpapillen als weiße Punkte hervortreten, und auch die Kanäle selbst konnten ausnahmsweise durch die Haut hindurchschimmern.

Im Sommer 1909, 1910 und 1913 sammelte ich neues Material an der Biologischen Station in Dröbak. Hierbei erhielt ich allmählich eine gut geschlossene Reihenfolge von Embryonen zwischen 20 mm Länge und reifen Embryonen (ca. 130 mm lang). Diese wurden in Platinchloridsublimat, Pikroformalin (BOUIN), Pikrinsublimat, TELLYESNIZKY's und ZENKER's Lösungen fixiert, wovon das Fixieren in Pikroformalin die besten Resultate ergab. Die Embryonen wurden teils in DELAFIELD's Hämatoxylin und alkoholischem Eosin in toto gefärbt, teils schnittgefärbt mit Hämatoxylin-Orange-G. Die Sagittalschnittserien wurden 20, 24 und 29 mm langen Embryonen entnommen, die Horizontalschnittserien stammten von 17, 20 und 24 mm langen Embryonen, und die Querschnittserien wurden aus dem Vorderleibe bis zum Nabelstrang gewonnen und zwar von 23, 29 und 40 mm langen Exemplaren. Ferner schnitt ich einen Teil Schnittserien aus mit Sinnesorganen versehenen Hautstücken

von den verschiedensten Körperregionen von 33 mm langen Embryonen bis zu reifen Individuen. Die Dicke der Schnitte betrug 5—7,5 μ .

Wie man sieht, ist die Länge der Embryonen stets angegeben. Indessen ist das kein völlig zuverlässiger Ausdruck für das Entwicklungsstadium des Individuums. Erstens kann die Länge innerhalb derselben Brut variieren; außerdem kontrahieren sich die Tiere in den verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten in verschiedenem Grade; da die Tiere stets nach dem Fixieren gemessen werden, spielt auch dieser Umstand eine gewisse Rolle.

BALFOUR's Entwicklungsskala weist indessen allzu große Sprünge zwischen den Stufen der größeren Embryonen auf, und man sieht sich so genötigt, die Länge des Individuums als Maß für dessen Entwicklung anzusehen.

Wie erwähnt, haben sowohl MINCKERT als auch BROHMER Übersichtszeichnungen von der Verteilung der Hautsinnesorgane bei *Spinax*-Embryonen geliefert, MINCKERT bei 45 mm langen und BROHMER bei 36' und 45 mm langen Embryonen.

Zur Darstellung der Übersichtszeichnungen benutzte MINCKERT die graphische Rekonstruktion nach Schnittserien, während sich BROHMER ausschließlich auf Oberflächenzeichnungen von ganzen Embryonen beschränkte. Das letztgenannte Verfahren gibt für junge Embryonen, bei denen die Organe noch nicht vom Ectoderm losgelöst sind, ganz korrekte Bilder, indem man mit der Lupe die lineare Sinneslinienanlage in ihrem ganzen Verlauf verfolgen und die einzelnen Ampullenanlagen deutlich unterscheiden kann. Je nachdem aber die Organe sich vom Ectoderm lösen, d. h. bei Embryonen von ca. 35 mm Länge und darüber, wird die Methode, jedenfalls was die Ampullen anbetrifft, völlig unzulänglich. Allerdings sieht man in allen Stadien sowohl die Mündungen der Ampullen als auch diejenigen der Seitenkanäle und auch die Sinneslinien selbst durch die Haut bei bis zu 60 mm langen Embryonen, aber die Ampullen sinken bald so tief nach unten, daß sie von außen nicht mehr sichtbar sind.

Es hat sich jedoch bald gezeigt, daß es überflüssig war, solche mühsame Rekonstruktionen auszuführen, um zuverlässige Übersichtsbilder dieser vorgeschrittneren Stadien zu erhalten. Wenn man nämlich die Haut ganz vorsichtig ablöst, so folgen nicht allein die Sinneslinien, sondern auch die Ampullen und große Stücke der dazugehörigen Nerven mit der Haut mit, ohne nennenswert aus ihrer

natürlichen Stellung verschoben zu werden. Solche Hautstücke liefern daher vorzügliche Übersichtsbilder von der Lage der Ampullen in dem betreffenden Stadium.

Fig. 5—9, Taf. 34 sind Zeichnungen von solchen abgedeckten Hautstücken, die mit der Innenseite nach oben über schwarzem Wachsboden ausgespannt waren. Sowohl diese als auch die Oberflächenzeichnungen sind mit Hilfe eines Zeichenapparats an der Präparierlupe (8:1) angefertigt. Die Figg. 2—4, Taf. 34 sind nach Canadabalsampräparaten von abgedeckten in alkoholischem Eosin gefärbten Hautstücken angefertigt worden.

Das schematische Nervendiagramm Fig. 1; Taf. 34 ist auf folgende Weise konstruiert worden. Die äußeren Umrisse und die gröberen Gebilde, wie das Gehirn, die größten Ganglien, die Kopfhöhlen und die Kiemenspalten wurden nach einem Totalpräparat von einem ca. 20 mm langen, in Boraxkarmin gefärbten und in Canadabalsam eingebetteten Embryo angefertigt. Darauf wurde alles kontrolliert und weitere Einzelheiten während des Durchgehens von Sagittal-, Horizontal- und Querschnittserien von 22—23 mm langen Embryonen hinzugefügt. Ich lege der Zeichnung nur den Wert eines Schemas bei, bin mir aber auf der anderen Seite ziemlich bewußt, daß eine genaue Rekonstruktion nicht sonderlich von diesem Bilde abweichen würde.

Alle Photographien sind mit einem dem Anatomischen Institut der Universität angehörenden, mir von Herrn Prof. SCHREINER zur Verfügung gestellten Apparat aufgenommen worden.

Terminologie.

Bereits MERKEL (1880) macht darauf aufmerksam, daß die Sinneslinien in ihren Hauptzügen bei allen niederen wasserbewohnenden Wirbeltieren gleich verlaufen. Überall findet man die 4 Äste wieder, die MERKEL folgendermaßen benennt: 1. die Supra- und 2. Infraorbitaläste, bzw. über und unter dem Auge, 3. der Inframaxillarisast, von dem Infraorbitalaste nach unten zwischen Kiemensregion und Mund, und 4. die Lateralisäste längs der Seiten des Körpers mit einer Anastomose in der Nackenregion.

Diese Nomenklatur ist z. B. von ALLIS, EWART und COLE angenommen worden, nur daß die beiden Letztgenannten bei den Elasmobranchiern die Benennung „inframaxillaris“ gegen diejenige von „hyomandibularis“ vertauschen. Die hier erwähnte Bezeich-

nungsweise beruht sowohl auf der topographischen Lage als auch auf der Innervation, da die vier Kanalabschnitte jeder von seinem Hauptnervenzweig versorgt werden. In gleicher Weise werden die Ampullen nach den zugehörigen Nerven benannt.

Diese Namen, die nicht nur die ältesten sind, sondern eigentlich auch die natürlichsten sein sollten, werden leider von MINCKERT, der GARMAN's Nomenklatur angenommen hat, nicht angewandt. GARMAN meinte, der Verlauf des Sinnesliniensystems könne als systematisches Kennzeichen benutzt werden. Er hat eine vollständige Bestimmungstabelle auf dieser Grundlage aufgestellt, wobei es natürlich nötig war, für jeden kleinen Linienabschnitt verschiedene Benennungen anzuwenden. So wird z. B. der Infraorbitalkanal in seinem Verlauf nach vorn durch folgende lange Reihe von Namen bezeichnet: „occipital, orbital, suborbital, orbitonasal, nasal, median und pränasal“, je nach den von ihm durchlaufenen Regionen. Nun ist ja aber die Form des Kopfes bei den verschiedenen Selachiern sehr verschieden, was wiederum auf den Verlauf der Sinneslinien einwirkt. Da ist es begreiflich, daß diese Namen leicht sehr willkürlich verteilt werden können.

Der Wert des Verlaufes des Sinnesliniensystems als systematisches Kennzeichen ist später nicht eingehender untersucht worden. Es liegt daher kein Grund vor, alle diese Spezialnamen beizubehalten. Noch weniger wünschenswert wäre es, die Verwirrung dadurch zu steigern, daß man einzelne von GARMAN's Bezeichnungen für andere Linienstücke anwendet, wie MINCKERT es tut. MINCKERT nennt die Nackencommissur *Can. occipitalis* (= GARMAN's „aural“), während GARMAN die Bezeichnung „occipital“ auf das hinterste Stück des Infraorbitalkanals anwendet. MINCKERT begnügt sich jedoch mit etwas weniger Namen, indem der Infraorbitalkanal nur mit vier Namen belegt wird: *Can. postorbitalis, infraorbitalis, praeoralis* und *medianus*, während GARMAN sieben Namen braucht.

Ich werde mich weiterhin ausschließlich an EWART's Nomenklatur für Sinneslinien und Ampullen halten. In Übereinstimmung hiermit werden die vier Hauptabschnitte des Sinnesliniensystems folgendermaßen benannt: der Supraorbitalkanal, der Infraorbitalkanal, der Hyomandibularkanal und die Seitenlinie. Für die Ampullen gelten, je nach den zugehörigen Nervenästen, folgende Benennungen: die *Superficialis-ophthalmicus*-Ampullen für die Ampullen der Rückenseite, *Buccalis*-Ampullen für diejenigen der Bauchseite und *Hyomandibular*-Ampullen für die Ampullen des Zungenbeinbogens.

Für die freien Nervenbügel habe ich FRITSCH's Bezeichnung „Spaltpapillen“ angenommen; die linienförmigen Ansammlungen derselben werden teils nach den dazu gehörenden Nervenästen, teils, wo es möglich ist, in Übereinstimmung mit ALLIS' Bezeichnungen für „the pit lines“ bei *Amia calva* benannt.

Die folgende Darstellung zerfällt in drei Hauptabschnitte, wovon die beiden ersten die Beschreibung der betreffenden Organanlagen bei jungen Embryonen von resp. ca. 20—24 mm und 27—30 mm, der letzte Abschnitt die weitere Entwicklung der Organe in Embryonalstadien von 35—130 mm Länge behandeln. In allen Abschnitten will ich zuerst die topographischen Verhältnisse, wie sie bei äußerer Betrachtung wahrzunehmen sind, berücksichtigen, demnächst den Bau der Organe und in den beiden ersten Abschnitten die Verbindung zwischen den Organanlagen und den Hirnnerven behandeln. Wo entsprechende frühere Untersuchungen vorliegen, ergibt sich noch ein Vergleich zwischen ihnen und den hier gefundenen Resultaten.

Eigene Untersuchungen.

I. Embryonen von ca. 23 mm Länge.

In diesem Stadium sind alle Kiemenspalten durchgebrochen. Die vorderste Spalte, das Spritzloch, unterscheidet sich bereits deutlich von den übrigen, den echten Kiemenspalten. Alle Spalten sind mit ganz kurzen Kiemenfäden versehen.

Der Mund hat in der Richtung von vorn nach hinten eine ziemlich große Öffnung, die Nasenöffnungen sind noch vollkommen oval, d. h. wir haben hier ein Stadium vor uns, das am ehesten BALFOUR's Stadium M entspricht, vielleicht ein bißchen älter, und etwas älter ist als KLINKHARDT's ältestes Stadium (III).

Topographie.

Die Textfigg. A¹⁾ u. B sind nach einem in Platinchloridsublimat fixierten Embryo gezeichnet, an dem die Sinneslinienanlage rein

1) Die ursprüngliche Fig. A ist während des Stilliegens der Arbeit seit der Einlieferung im Jahre 1917 verloren gegangen. Diese Fig. A ist jetzt neu gezeichnet, aber nach einem anderen Individuum, das sich fast genau auf demselben Entwicklungsstadium befand. Dieses war aber

äußerlich als dichte, weiße, etwas erhöhte Streifen sichtbar hervortreten.

Die Supraorbitalanlage (*so*) beginnt direkt über der hinteren Kante des Auges, zieht sich in einen Bogen über diesem hin, dann vor demselben hinab und endet kurz vor der Nasenöffnung, von einer kleinen halbmondförmigen Hautfalte überdeckt.

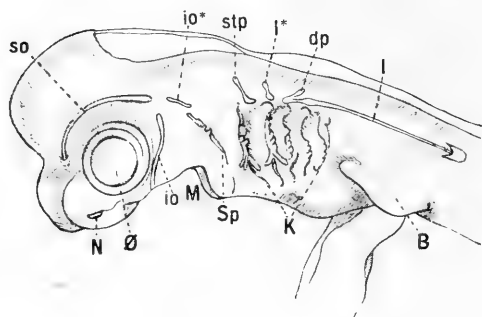


Fig. A.

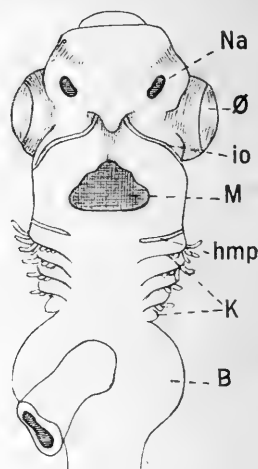


Fig. B.

Fig. A. Profilsansicht eines ca. 23 mm langen *Spinax*-Embryos, mit Anlagen der Sinneslinien und Spaltpapillen. 8:1. *io*, *io** Anlage des Can. infraorbitalis. *so* Anlage des Can. supraorbitalis. *l** Anlage des Can. lateralis. *dp* Anlage der dorsalen, *st.p* der supratemporalen Spaltpapillen. *B* Brustflosse. *M* Mundöffnung. *N* Nasenöffnung. σ Auge. *Sp* Spritzloch. *K* Kiemenspalten.

Fig. B. Ventralansicht eines ca. 23 mm langen *Spinax*-Embryos mit Anlagen der Sinneslinien und Spaltpapillen. 8:1. *hmp* Anlage der hyomandibulären Spaltpapillen. Die übrigen Buchstaben wie bei Fig. A.

Die Infraorbitalanlage (*io*) beginnt in derselben Region gerade vor und dorsal vom Spritzloch, zieht sich mit schwacher Krümmung hinter dem Auge herab, biegt vor dem Munde nach

nach BOUIN fixiert, und das Ectoderm lag dem Bindegewebe ungewöhnlich dicht an. Die Ectodermverdickungen der Hautsinnesorgane waren deshalb nicht so deutlich; besonders waren die Glossopharyngeus-Vagusanlagen schwer zu erkennen, die Zweiteilung der Glossopharyngeusanlage über den ersten echten Kiemenspalte, die im Text erwähnt wird, war von außen nicht sichtbar. Vielleicht läßt sich dies auch so erklären, daß der Embryo doch ein bißchen jünger war als der auf Fig. B, die Supraorbital-Anlage war nämlich auch nicht so weit nach vorn gewachsen wie nach der Beschreibung im Text.

vorn und innen zu und endet ungefähr mitten zwischen Mund und Nasenöffnung. Die Unterseite des Kopfes bildet vor dem Munde in der Medianlinie einen ziemlich scharf hervorspringenden Kiel, der nach vorn zu allmählich breiter und flacher wird und sich zu jeder Seite in eine kleine Hautfalte über dem Endpunkte der Infraorbitalanlage fortsetzt.

Gerade über dem Spritzloch sieht man außerdem eine ganz kurze isolierte Verdickung (*io**), die sich von dessen oberstem Rande etwas nach vorn und nach oben erstreckt.

Ferner erblickt man die hyomandibulare Ectodermverdickung ¹⁾ (*h. m. p.*), die sich vor und ungefähr parallel mit der ersten echten Kiemenspalte nach der Bauchseite hinzieht.

Dorsal von den eigentlichen Kiemenspalten findet man eine Reihe vereinzelter Verdickungen, so über der 1. Spalte eine kurze horizontale Verdickung, die beinahe bis zu der 2. Spalte zurückreicht, außerdem einen ganz kurzen, dorsalwärts gerichteten Bogen vor der Mündung des Ductus endolymphaticus (*st. p.*). Diese beiden Verdickungen stoßen über der 1. Kiemenspalte beinahe zusammen, aber sogar von außen kann man mit der Lupe wahrnehmen, daß sie voneinander getrennt sind. Über der 2. Kiemenspalte erblickt man zwei ganz ähnliche Verdickungen, nur daß es hier bei ausschließlicher Oberflächenbetrachtung nicht möglich ist zu bestimmen, ob sie unmittelbar über der Kiemenspalte zusammenstoßen oder nicht. Indessen sieht man auf den Schnitten, daß die beiden Stücke nicht zusammenhängen, sondern sich genau so wie die Verdickungen über der 1. Spalte verhalten.

Über der 3. Spalte sieht man dorsal von der eigentlichen Seitenlinienanlage einen nach oben und hinten gerichteten Bogen (*d. p.*), der vorn mit der Seitenlinie zusammenhängt. Ungefähr in der Mitte zwischen der 3. und 4. Spalte ist die Seitenlinienanlage scheinbar abgebrochen, aber dahinter setzt sie sich einigermassen geradlinig nach hinten bis unter die 1. Rückenflosse fort, wo sich eine, bei der Supraorbitalanlage schon früher erwähnte, ähnliche halbmondförmige Hautfalte über ihrem Endpunkte erhebt. Die Hautfalte ist hier nur größer und deutlicher als vorn bei der Supraorbitalanlage.

Wenn man eine Reihe von gleich großen Individuen betrachtet, so wird man bald gewahr, daß die Anordnung dieser Verdickungen

1) = KLINKHARDT's „Ektodermverdickung des Hyoidbogens“.

ziemlich variieren kann. Die Endabschnitte der Supraorbitalanlage können z. B. mehr parallel der Medianlinie verlaufen, und die Supraorbitalanlage endet zuweilen mit einem deutlich nach hinten gerichteten Knick vor dem Unterrande des Auges. Die beiden Ausgangspunkte der Anlagen vor dem Spritzloch können größeren oder kleineren gegenseitigen Abstand aufweisen, und der Infraorbitalkanal zeigt in einigen seltenen Fällen eine schwache Krümmung nach vorn über dem Dorsalrand des Auges. Das kleine isolierte Liniestück (*io**) ist oft vorn mit dem Infraorbitalkanal verschmolzen. Die kleinen Linienabschnitte über den Kiemenspalten können mehr oder weniger deutlich gesondert sein, und die Seitenlinie kann sich bis hinter die vordere Rückenflosse erstrecken oder gerade über den Brustflossen aufhören.

Diese kleinen Verschiedenheiten sind kein Ausdruck individueller Variationen, sondern bedeuten nur verschiedene Stadien der Entwicklung, was man beim Vergleich mit weiter vorgeschrittenen Stadien leicht erkennt.

Die Ectodermverdickungen und ihre Verbindung mit den Hirnganglien.

Auf den Schnittserien sieht man das Ectoderm in diesem Stadium im allgemeinen als zweischichtiges Epithel differenziert, dessen äußerste Schicht aus großen, aber stark abgeplatteten, mit großen ovalen Kernen versehenen Zellen, dessen innerste Schicht aus niedrigen kubischen, mit runden Kernen versehenen Zellen besteht. Recht große Teile des Körpers sind mit einem verdickten Epithel bekleidet; so ist in allen Flossenanlagen das kubische Epithel durch Cylinderepithel ersetzt, und die ganze Kiemenregion wird von einem hohen Cylinderepithel ohne Plattenepithel ausgekleidet. Dieses, KLINKHARDT's und MITROPHANOW's „Kiemenfeld“, erreicht seine größte Dicke um die Kiemenspalten und die Mundöffnung herum. Die Sinneslinienanlagen sind als deutlich begrenzte Verdickungen wahrzunehmen, am breitesten in ihrer Zuwachszone und mit dem Nerven der ganzen Länge nach ihrer Basis dicht anliegend. Irgendein auffallender Unterschied zwischen der Anlage der Seitenlinie einerseits und der Anlage des Supra- und Infraorbitalkanals andererseits ist während dieses Stadiums nicht wahrzunehmen. Da die Seitenlinie gewöhnlich besser im Querschnitt getroffen wird als die beiden anderen Anlagen, habe ich zur genaueren Beschreibung der Sinneslinienanlage dieses Stadiums die Seitenlinie gewählt, wie sie

sich in einer Querschnittserie eines ca. 21 mm langen Embryos zeigt. Die Dicke der Schnitte betrug in den meisten Fällen $7,5\ \mu$.

Die Glossopharyngeus-Vagusregion.

Den hintersten Rand der taschenähnlichen Hautfalte über der Seitenlinienanlage findet man ungefähr unter der Mitte der 1. Rückenflosse, auf (gleicher) Höhe mit der Chorda. Zuerst sieht es aus wie eine kompakte Ansammlung von regellos angeordneten, undifferenzierten Ectodermzellen. Weiter nach vorn, auf Schnitten durch den Hohlraum der Tasche (Fig. 1, Taf. 35), sieht man, daß die innere Wand aus Cylinderzellen besteht, die nach außen gegen den Hohlraum konvergieren und deren Kerne in verschiedener Höhe sichtbar sind. Dies ist die eigentliche Seitenlinienanlage. Die Falte darüber besteht aus kleinen Ectodermzellen. Wenn man die Schnittserie von hinten nach vorn durchsieht, wird diese Falte immer dünner und ist nach ca. 50 Schnitten ($= 0,04\text{ mm}$) über der Mitte der Verdickung verschwunden, ist demnach auf ca. 25 Schnitten auf jeder Seite der Seitenlinienanlage (Fig. 2)¹⁾ als eine vorspringende Leiste sichtbar und verschwindet darauf ganz. Die Breite der Anlage nimmt nun weiter nach vorn gleichmäßig ab, bis sie gerade hinter den Kiemenspalten, wie Fig. 4 das zeigt, nicht mehr als halb so breit ist wie auf Fig. 1 u. 2.

Auf Fig. 2 und 4 ist die schwach konzentrische Anordnung der langgestreckten Zellen wahrzunehmen; sie ist jedoch nicht besonders ausgeprägt, da die Anordnung der Zellen die ganze Strecke entlang im höchsten Grade durch die Nervenbildung beeinflusst wird. Bereits auf Fig. 1 läßt sich längs der Basis der Verdickung eine helle Zone wahrnehmen. Zwischen den langgestreckten Kernen sieht man nämlich hier einige runde helle Zellen, deren Cytoplasma eine eigentümliche netzförmige Anordnung aufweist. Auf Fig. 3, einer starken Vergrößerung der Verdickungsmittle auf Fig. 2, sieht man 3 von diesen hellen Zellen, die ich der Kürze wegen weiterhin Nervenzellen nenne, dicht nebeneinander innen an der Basis. Hier hat der größte Teil des Cytoplasmas sich um die Kerne konzentriert und sendet vereinzelte fadenförmige Ausläufer gegen die Peripherie aus.

In diesen Nervenzellen und möglicherweise auch zwischen ihnen erblickt man stets Querschnitte durch vom übrigen Cytoplasma verschiedene Fasern.

Die Grenzen zwischen solchen Nervenzellen werden nach und

1) Diese und die folgenden Nummern beziehen sich auf Taf. 35.

nach verwischt (auf Fig. 3 rechts schon deutlich), sie verschmelzen zu größeren Gruppen, die auf den Querschnitten weiter nach vorn als deutlich abgegrenzte helle Felder an der Verdickungsbasis hervortreten. In jedem Felde sind stets mehrere Kerne sichtbar. In dem Maße nun, wie die Seitenlinienanlage nach vorn schmaler wird, schließen sich diese kleineren Nervenzellengruppen zu größeren zusammen, die sich jetzt deutlich in das Bindegewebe hervorwölben. Auf Fig. 4 erblickt man 3 solche schon weit in das Bindegewebe hineinragende und den größten Teil der Seitenlinienanlage ausmachende Gruppen. In allen 3 Gruppen sieht man viele Faserquerschnitte, die zweifellos Achsencylinder sind, und mehrere Kerne.

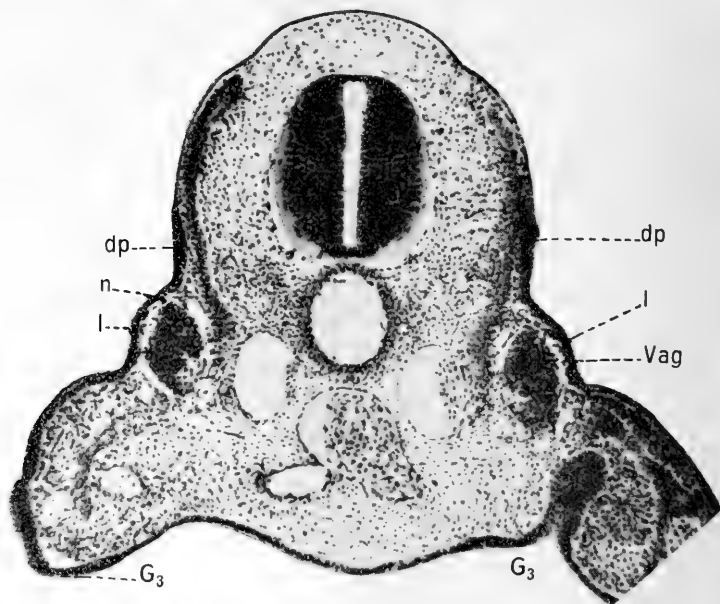


Fig. C.

Querschnitt der Vagusregion eines 24 mm langen Embryos. 40:1. Hinterende der Anlage der dorsalen Spaltpapillenlinie schräg getroffen (*d. p.*).

l Seitenlinienverdickung. *n* kleiner Nervenzweig von *dp* zum Vagusganglion (Supratemporalast des 2. Vagusganglions). *G₃* 3. Kiemenpalte (oder deren Wand). *Vag* horizontal gelegener Hauptteil des Vagusganglions.

Die langgestreckten Zellen ziehen sich auch bis zwischen die Faserbündel hinab und ordnen sich nach Möglichkeit um dieselben herum. Im weiteren Verlauf nach vorn verhält sich dann die Seitenlinie lange nahezu unverändert.

Die hinterste Vagusganglienspitze und die hinterste Kiemen-

spalte werden von den Schnitten gleichzeitig getroffen. Das Ganglion sendet einen kurzen ventralen, d. h. epibranchialen, Ast zu der Kiemenspalte, nähert sich immer mehr und mehr der Haut, bis es über der vorletzten, d. h. 4. eigentlichen, Kiemenspalte sich an die Seitenlinienanlage anlegt. Unmittelbar davor waren die hellen Nervenzellenbündel, nachdem sie sich einzeln von den Ectodermverdickungen losgelöst hatten, in das Ganglion übergetreten.

Auf den folgenden Schnitten weiter nach vorn liegt das Vagusganglion der Haut dicht an; die Seitenlinienverdickung dagegen ist beinahe verwischt, d. h. sie läßt sich auf einigen Schnitten von der Verdickung des Kiemenfeldes ringsum nicht unterscheiden. Ungefähr gerade über der 3. Kiemenspalte zeigt sich eine deutlich begrenzte Seitenlinienverdickung auf derselben Höhe wie vorher. In der Verdickung sind gleichfalls einige helle Nervenzellen sichtbar, und einige dünne Zellenstränge gehen von der Verdickung in das Ganglion über. Also sieht man auf der Textfig. C¹⁾ das Vagusganglion beiderseits in Berührung mit der Seitenlinienverdickung; die anscheinend das Ganglion von der Haut trennende helle Zone, ist ein Teil des Ganglions, nämlich die Fortsetzung der Seitenliniennerven.

Über jeder Seitenlinienverdickung ist außerdem eine andere deutliche, nach oben deutlich begrenzte, nach unten mit der Seitenlinie annähernd in Verbindung stehende Verdickung sichtbar. Dies ist die äußerste Spitze der Verdickung (*dp*) auf Fig. A. Auf Fig. D (ungefähr 15 Schnitte weiter nach vorn) sind beide Verdickungen zu einer verschmolzen; in der dorsalen sieht man mehrere helle Nervenzellen, von deren unterstem Ende sich auf der linken Seite gerade ein Zellenstrang ablöst und auf dem folgenden Schnitte in das nun vom Ectoderm etwas entfernt liegende Ganglion übergeht.²⁾ Diese auf Fig. A als aufwärts gerichtete Krümmung der Seitenlinie sichtbare Verdickung ist die Anlage zu der dorsalen Linie der Spaltpapillen.

Auf den nächstfolgenden Schnitten sinkt das Ganglion allmählich ziemlich tief in das Bindegewebe hinein, indem das große Blutgefäß sich zwischen dieses und die Haut schiebt, und die Seiten-

1) Die Querschnitte auf Fig. C—H sind etwas schief getroffen, so daß die rechte Seite stets etwas weiter nach vorn getroffen ist als die linke.

2) = dem 2. supratemporalen Ast des Vagusganglions.

linienverdickung verliert sich wieder in der gewöhnlichen Kiemenfeldverdickung. Ungefähr über der Mitte der 2. Kiemenpalte wird so eine neue Seitenlinienverdickung sichtbar.

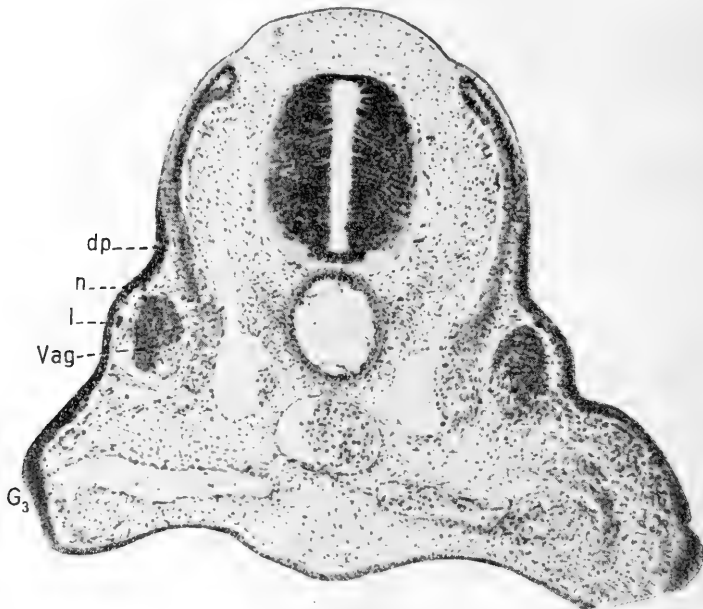


Fig. D.

Querschnitt von demselben Embryo, 15 Schnitte vor Fig. C. 40:1.

Bezeichnungen wie bei Fig. C.

Auf Fig. E rechts sieht man einen kurzen, breiten wesentlich fibrösen Ganglienzweig sich zu dieser neuen Seitenlinienverdickung hinziehen, während gleichzeitig der dichtzelligere epibranchiale Ast sich bis zu der Kiemenpalte abwärts zieht.

Auf Fig. F, 5 Schnitte weiter nach vorn, ist rechts der laterale Ganglienzweig beinahe passiert, von seinem obersten Rande aber zieht sich ein kaum angedeuteter kleiner Nervenzweig nach oben zu einer neuen über der Seitenlinie sichtbar werdenden Verdickung. Auf der linken Seite derselben Figuren läßt sich ihre weitere Entwicklung verfolgen. Die eigentliche Seitenlinienverdickung ist schon auf Fig. E verschwunden, dagegen tritt die dorsale Verdickung wie auch der zugehörige Nervenast mehr hervor; auf Fig. F sieht man letztgenannten ununterbrochen vom Ganglion bis zu dem untersten Ende der Verdickung. Dieser kleine Nerv ist der suprabranchiale

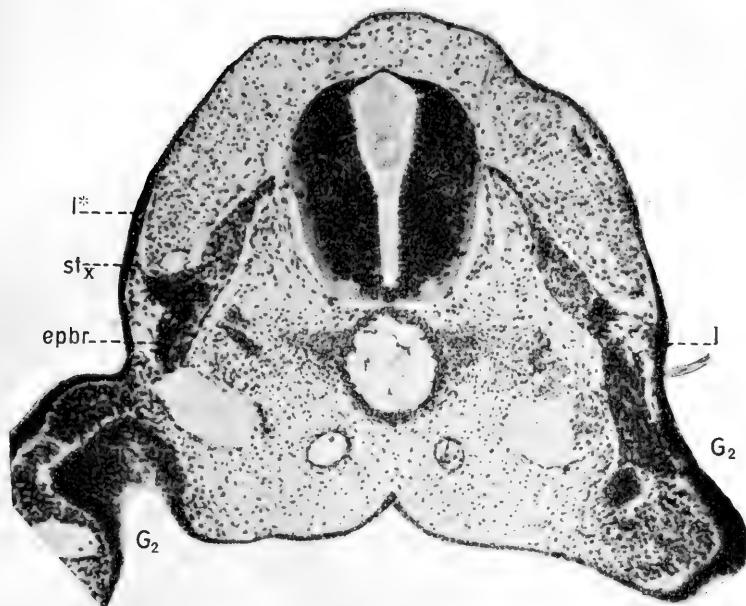


Fig. E. Querschnitt desselben Embryos, 1. Vagusganglion getroffen. 40:1.
epbr der epibranchiale Ast der 2. Kiemenspalte (G_2). *l* Seitenlinienverdickung.
*l** deren Supratemporalcommissur. *stx* Supratemporalast des 1. Vagusganglions.

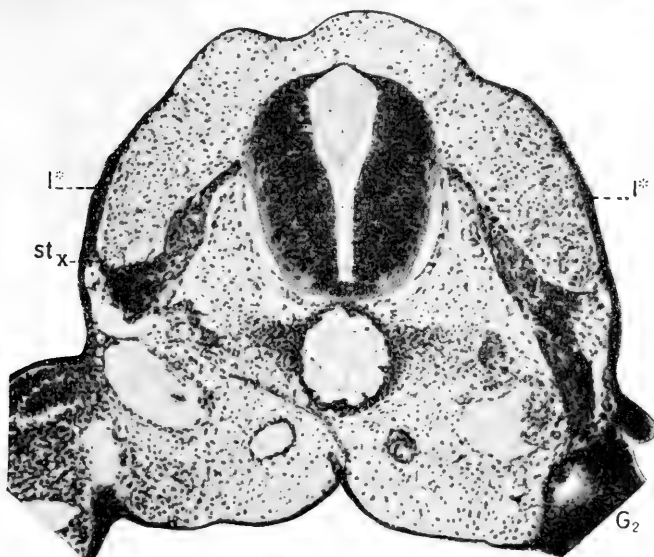


Fig. F. Querschnitt, 5 Schnitte vor Fig. E.
 Bezeichnungen wie dort.

Ast des 1. Vagusganglions, und die dorsale Verdickung ist die Anlage der supratemporalen Commissur zwischen beiden Seitenlinien.

Bei diesem Individuum war diese kleine Linienanlage von der kleinen Seitenlinienanlage über der 2. Kiemenspalte deutlich getrennt. Im Laufe der nächstfolgenden Schnitte nach vorn verschwindet das Vagusganglion. Die Anlage der Supratemporalcommissur ist noch auf einigen Schnitten sichtbar, alsdann verschwindet auch sie, und auf einigen Schnitten ist wieder keine Seitenlinienverdickung zu erblicken. Darauf stößt man auf die 1. Kiemenspalte und gleichzeitig auf eine neue deutliche Hautverdickung in derselben Höhe wie vorher.

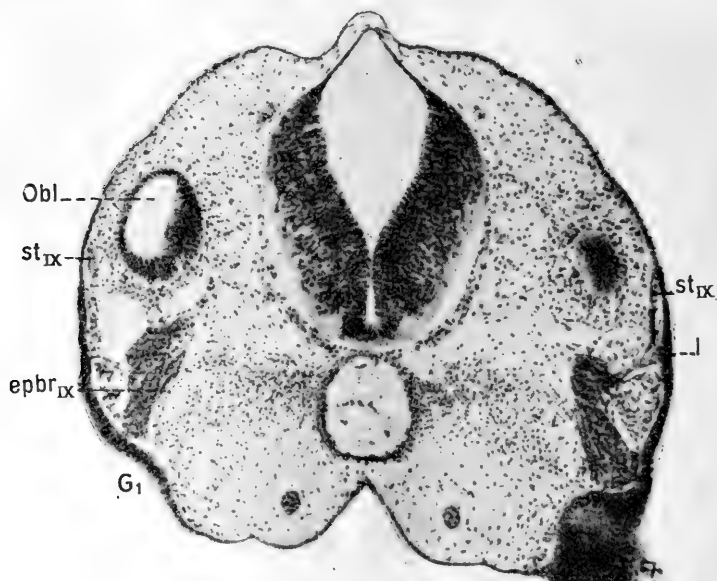


Fig. G.

Von Querschnitt durch die Ohrregion desselben Embryos. 40:1.

l Seitenlinienverdickung. *epbr_IX* Epibranchialast des Glossopharyngeusganglions. *st_IX* dessen Supratemporalast. *G_1* 1. Kiemenspalte. *Obl* Gehörbläschen (rechts ist deren Hinterwand vom Schnitte tangiert).

Über dem hinteren oberen Kiemenspaltenrande (Fig. G) sieht man den epibranchialen Zweig des Glossopharyngeus-Ganglions und über diesem einen deutlichen lateralen Zweig zur Seitenlinienverdickung hin (rechts). Unmittelbar bevor dieser Ast die Haut erreicht, teilt er sich in 2 Nervenäste, wovon der eine geradeaus zu der Seitenlinie geht, der andere sich nach oben zu der Haut auf der

Höhe der hinteren Wand des Gehörbläschens, das eben vom Schnitt getroffen ist, hinzieht. Hier oben ist noch keine Hautverdickung bemerkbar. Auf den nächstfolgenden Schnitten nach vorn sieht man den kleinen Nerven schief getroffen erst unmittelbar unter der Haut (Fig. G, links), danach als helles Nervenfeld in der Haut, und schließlich verliert er sich in einer deutlichen Hautverdickung (Fig. H¹) *st. p*). Diese, die Anlage der supratemporalen Spaltpapillen darstellend, kann nun durch mehrere nach vorn folgende Schnitte hin-

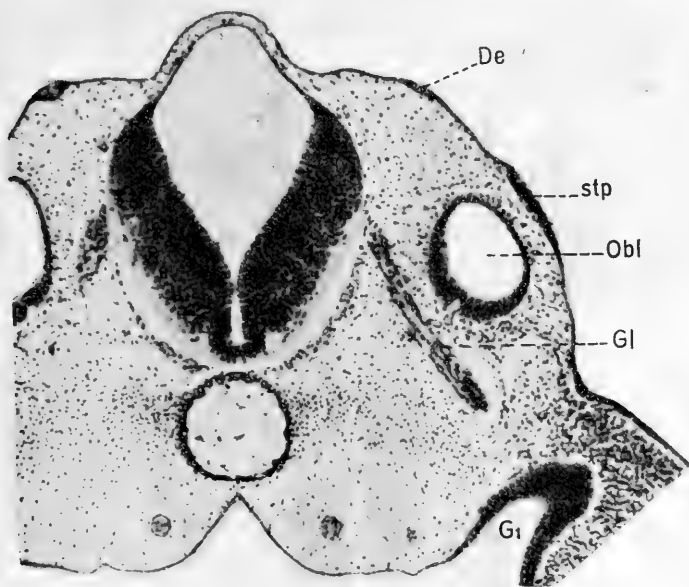


Fig. H.

Querschnitt durch die Ohrregion eines 24 mm langen Embryos. 40:1.

stp Anlage der supratemporalen Spaltpapillen. *De* Mündung des Ductus endolymphaticus. *G₁* 1. Kiemenspalte. *Gl* Wurzel des Glossopharyngeusganglions. *Obl* Ohrblase.

durch verfolgt werden, indem sie sich immer mehr zur Rückenseite hinaufzieht. Sie endet unmittelbar vor der äußeren Ohröffnung, unbedeutend ventral davon. Der dazu gehörende Nervenast ist der supratemporale Nervenast des Glossopharyngeusastes.

Eine Horizontalschnittserie bekräftigt im großen und ganzen

1) Fig. H ist 25 Schnitte (5 μ) weiter nach vorn als Fig. G.

diese Wahrnehmungen. Fig. J stellt einen Horizontalschnitt dar, wo die dorsalgerichteten Verdickungen im Querschnitt, rechts in gleicher Höhe mit dem Dach der Gehörblase, links mit deren breitestem Teil getroffen sind. Verfolgt man in solch einer Schnittserie die Verdickungen von oben nach unten, so sieht man, daß sie alle 3 gleich gebaut sind und daß man, abgesehen von der Größe, auf ähnliche Bilder stößt, wie wir sie bei der Seitenlinie schon gesehen haben. Erst sieht man aus hohen Cylinderzellen bestehende Verdickungen, die nach einem außerhalb der Verdickung liegenden Punkt konvergieren und nach außen mit der charakteristischen Plattenepithelschicht überzogen sind.

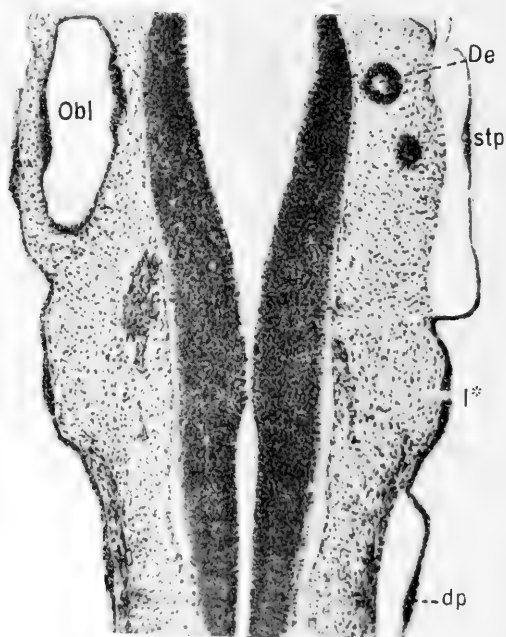


Fig. J.

Horizontalschnitt eines 24 mm langen Embryos, über der Seitenlinie. 40:1.
Bezeichnungen wie vorher.

Bald verschwindet das Plattenepithel, und an der Basis der Cylinderzellen werden helle Nervenzellen sichtbar — 1—2 nebeneinander —, selten mehr. Weiter unten in gleicher Höhe mit der Seitenlinie löst sich ein kurzer Nervenstrang ab, der zusammen mit einem ähnlichen Nerven von einem kleinen Seitenlinienstück in das dazu gehörende Ganglion übergeht.

Vergleicht man nun diese Verhältnisse in der Glossopharyngeus-Vagusregion mit denjenigen bei KLINKHARDT's ältestem Stadium, so sieht man, daß sich aus den Lateralverbindungen des Glossopharyngeusganglions und des 1. Vagusganglions zwei getrennte Hautverdickungen und 2 Nerven entwickelt haben, nämlich eine Seitenlinienverdickung im eigentlichen Sinne des Wortes und ein davor belegener nach vorn und nach oben gerichteter Bogen, jedes mit seinem Seitenast. Die Lateralverbindung über der 3. Kiemenspalte verläuft immer noch ungeteilt, da das Hauptganglion selbst hier noch der Haut anliegt. Man sieht jedoch auch andeutungsweise eine ähnliche Differenzierung, indem ein dorsaler Nervenast bereits in Form von hellen Nervenzellen längs einer dorsalgerichteten Verdickung existiert.

In diesem Stadium verläuft die Seitenlinienanlage von der 4. Kiemenspalte ununterbrochen nach hinten. Ob hier 2 getrennte Seitenlinienverdickungen über den 2 hintersten Kiemenspalten vorhanden gewesen sind, ließ sich wegen Mangel an Material nicht konstatieren, es ist indes wahrscheinlich.

Der Grund zu einer solch ausführlichen Behandlung der Sinneslinienanlage der Kiemenregion meinerseits liegt darin, daß bis jetzt noch keine einigermaßen genaue Darstellung dieser Verhältnisse geliefert worden ist.

Die Facialisregion.

Ich will jetzt zur vordersten Kopfreion übergehen, wo die Sinnesorgane vom Facialis innerviert werden. Wenn man hier die Textfig. A mit Fig. 1, Taf. 34 zusammenhält, so wird die Verbindung zwischen Ganglien und Hautverdickungen leicht verständlich werden. Das kleine isolierte Sinneslinienstück (*io**) über dem Spitzloch steht mit einem kleinen Nervenzweig in Verbindung, der aus dem Ganglion etwas hinter und über dem Buccalisast entspringt. Es ist dies der spätere Ramus oticus VII. Die Supra- und Infraorbitalanlagen stehen mit dem Ram. ophthalmicus superficialis bzw. Ram. buccalis in Verbindung, welche von der oberen und von der unteren Ecke der vorderen Ganglienkante ausgehen. Von dem epibranchialen Zweig des Ganglions ausgehend zieht sich der Hyomandibularast — der Hyomandibularverdickung dicht anliegend — durch den Zungenbeinbogen nach unten. Ungefähr von deren Mitte erstreckt sich eine ganz kurze horizontale Verdickung nach vorn, die auf Textfig. A nicht mitgezeichnet ist, da dieselbe äußerlich an den

Embryonen noch nicht von der dorsoventral verlaufenden Hyomandibularverdickung unterschieden werden kann. Der dazugehörige, in diesem Stadium selbstverständlich ganz außen im Ectoderm verlaufende Nervenast ist auf Fig. 1, Taf. 34 angedeutet.

Ich erwähnte früher, daß in diesem Stadium kein auffallender Unterschied in der Entwicklung der Seitenlinie einerseits und der Supra- und Infraorbitalanlagen andererseits wahrzunehmen sei. Das ist insofern richtig, als, bevor die Nerven in das Bindegewebe einzusinken beginnen, keine merkbare Veränderung der Zellenanordnung in der Ectodermverdickung vor sich geht. Es kann jedoch kaum ein Zweifel darüber herrschen, daß die Supra- und Infraorbitalanlagen vor der Seitenlinie angelegt sind. Bei der Seitenliniyanlage war noch kein einheitlicher Lateralnerv entstanden, man konnte nur mehrere parallele Faserbündel wahrnehmen. Bei den Supra- und Infraorbitalanlagen sieht man den zugehörigen Nerven als ein dickes Faserbündel. Der Nerv zieht vom Ganglion¹⁾ direkt zur Haut hin und legt sich der Verdickung dicht an, und auf den folgenden Schnitten nach vorn zu sieht man ihn als ein rundes, helles Faserbündel an der Basis der Verdickung, die es ihrerseits gabelförmig umfaßt. In ihren vordersten — distalen — Teilen weisen diese beiden Anlagen genau denselben Bau wie die Seitenlinie auf.

Vergleiche.

Wie bereits erwähnt, wies KLINKHARDT (1905) in der Kopfregion von *Spinax*-Embryonen 4 selbständige sogenannte Ectodermfelder nach, nämlich: 1. das Ciliarfeld, 2. die Supra- und 3. Infraorbitalfelder und 4. das Kiemenfeld. Hiervon war das Supraorbitalfeld von dem Kiemenfeld ausgegangen, und während der Entwicklung sollte das Ciliarfeld in das Infraorbitalfeld übergehen. KLINKHARDT'S Darstellung von der Entwicklung des Infraorbitalfeldes kommt mir jedoch sehr unklar und unwahrscheinlich vor. Im jüngsten Stadium (I), wo er das Supraorbitalfeld als eine stumpfe Ausbuchtung des Kiemenfeldes in gleicher Höhe mit den Facialis- und Trigeminalganglien beschreibt, findet er das Infraorbitalfeld beinahe unten auf der Bauchseite in der Vertiefung zwischen Kopf und Kiemenregion mit einem ventralen, nach hinten zu der 2. Kiemenpalte²⁾ gerichteten Ausläufer. KL. erwähnt es als ganz selbstän-

1) Die Ganglien selbst erreichen übrigens beinahe die Haut.

2) = 1. echte Kiemenpalte.

diges von dem Kiemenfeld getrenntes Feld, ohne mit einem Wort zu sagen, ob es mit einem Ganglion in Verbindung stehe. Während der Entwicklung wächst dieses Infraorbitalfeld nach KL. nach oben bis hinter das Auge und weiter über dessen Dorsalrand nach vorn, wo es schließlich mit dem Ciliarfeld verschmilzt.

Demnach müßte das Feld sich ohne seinen zugehörigen Nervenast Buccalis entwickeln; dieser ist nämlich auf KL's Tafeln noch nicht angedeutet. Das Facialis-Acusticusganglion liegt auch auf einem so späten Stadium wie KL's Stadium II ganz dorsal und hinter der 1. Kiemenpalte, d.h. dem Spritzloche, mit einer völlig gerade abgeschnittenen Vorderkante. Nach dem, was ich selbst von einigermaßen entsprechenden Entwicklungsstadien in Schnittserien beobachtet habe, kann das von KL. hier beschriebene Infraorbitalfeld nichts anderes als die verdickte Ectodermpartie rings um die Mundöffnung sein, die jener stärkeren Verdickung des Kiemenfeldes rings um jede Kiemenpalte völlig homolog ist. Die Anlage zu den infraorbitalen Hautsinnesorganen kann während der beiden jüngsten Stadien noch nicht von der Kiemenfeldverdickung unterschieden werden.

KL. erwähnt von Anfang an keine Verbindung zwischen dem Supraorbitalfeld und dem Facialisganglion, trotzdem er am Stadium II in der Supraorbitalanlage die großen, hellen „Nerven“zellen gefunden hat, die er nach hinten bis in die Höhe der hinteren Trigemuskante verfolgen konnte, wo sie, wie er sagt, „plötzlich aufhören“. Hier haben sich die Faserbündel fraglos von der Verdickung abgelöst und sind in das Facialisganglion übergegangen, wie ich es bei der Seitenlinienanlage und Vagus schon beschrieben habe. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist also schon hier die eigentliche „Lateralverbindung“ zwischen Facialisganglion und Subraorbitalanlage von einer Nervenverbindung abgelöst. Erst auf Stadium III hat KL. eine Verbindung zwischen dem Facialisganglion und der Haut abgebildet, nämlich eine Berührung gerade über dem Spritzloch, die dann scheinbar die epibranchiale Verbindung repräsentieren muß, und eine andere weiter nach vorn, die, wie man meinen sollte, die Verbindung des Supra- und Infraorbitalfeldes mit dem Ganglion, also deren laterale Ectodermverbindung bezeichnet werden müßte, während KL. sie auf der Tafel in gleicher Weise wie die epibranchialen Verbindungen schraffiert. Im ganzen muß man nach KL's Darstellung auf Grundlage der *Spinax*-Embryonen den Eindruck erhalten, daß sich das Facialisganglion hinsichtlich der Verbindungen mit dem Ectoderm anders als der Glossopharyngeus und Vagus verhält. Und wenn er in

seiner „Zusammenfassung“ (p. 474) trotzdem bemerkt, daß sämtliche Ganglien der Kiemenregion zwei Verbindungen mit der Haut eingehen, so gründet das sich darauf, daß er bei einem *Torpedo*-Embryo (BALFOUR's Stad. J—K) auch beim Facialis die beiden Ectodermverbindungen, sowohl die laterale als auch die epibranchiale, gefunden hat. Es muß daher an dem mangelhaften Material gelegen haben, daß er bei *Spinax*-Embryonen die entsprechenden Verhältnisse nicht nachweisen konnte.

Indessen steht fest, daß, wo solch eine Lateralverbindung zwischen einem Ganglion und einer verdickten Ectodermpartie eingegangen ist, dieselbe während der weiteren Entwicklung¹⁾ nicht wieder unterbrochen wird. Bei dem Einsinken des Ganglions in das Bindegewebe wird die Verbindung mit dem Ectodermfeld — hier Sinneslinienanlage — durch die in der Literatur allgemein als Rami dorsales der Hirnnerven (MARSHALL u. SPENCER, 1881 und VAN WIJHE, 1883) bezeichneten Nervenäste aufrecht erhalten.

Zuletzt will ich nun das Ciliarfeld und dessen weiteres Schicksal behandeln. An Embryonen unter 20 mm Länge kann man sehr leicht das kleine ovale, hinten mit dem Ciliarganglion in Verbindung stehende Ciliarfeld über dem vorderen Augenrande finden. Nach KLINKHARDT sollte also dasselbe mit dem Supraorbitalfelde, wenn es über den Dorsalrand des Auges hervorwächst, verschmelzen. Ist indessen diese Beschreibung KLINKHARDT's von der Entwicklung des Infraorbitalfeldes, wie ich annehme, falsch, so fällt damit auch die Möglichkeit weg, daß das Ciliarfeld in dasselbe übergeht.

Auf meinen Schnittserien von 22—24 mm Embryonen fand ich nicht die geringste Spur eines selbständigen Ciliarfeldes oder einer Verbindung zwischen dem Ciliarganglion und der Haut. Das Feld war augenscheinlich vollständig verschwunden. Es stimmt das mit VAN WIJHE's Beobachtungen überein. Er erwähnt nämlich gleichfalls eine Verbindung zwischen dem Ciliarganglion und der Haut — die Supraorbitalanlagen, wie er sagt — sicherlich nur deswegen, weil er sie über dem Auge findet — diese Verbindung wird nach VAN WIJHE später vollständig reduziert.

Auf einer einzelnen meiner Schnittserien von einem etwa 20 mm langen Embryo stießen indes Ciliar- und Supraorbitalfeld vorn zusammen, während das Ciliarfeld hinten immer noch mit

1) Das Ciliarfeld, das in der Regel allerdings reduziert wird, bildet hiervon eine Ausnahme.

dem Ciliarganglion in Verbindung stand. Dies könnte scheinbar darauf deuten, daß das Ciliarfeld jedenfalls ausnahmsweise in die Supraorbitalanlage eingeht; man müßte alsdann auf einem späteren Stadium feststellen können, daß ein oder mehrere Organe im Supra-orbitalkanal von dem Ciliarganglion oder Ram. profundus V innerviert werden.

Dies habe ich jedoch niemals gefunden. Ich müßte also annehmen, daß das Verschwinden des Feldes bei *Spinax* die Regel ist.

Es kann in Verbindung hiermit von Interesse sein, darauf aufmerksam zu machen, daß COLE (1891) angibt,¹ bei *Chimaera monstrosa* würden tatsächlich zwei Organe im Supraorbitalkanal gerade vor dem Auge vom Ram. profundus V innerviert. Vermutlich haben sich diese Organe aus solch einem Ciliarfeld entwickelt, und das könnte wieder darauf deuten, daß das Ciliarganglion mit dem Ciliarfeld die Lateralverbindung des Trigemini mit dem Ectoderm repräsentiert, die bei den jetzigen Selachiern reduziert ist. Es würde von größtem Interesse sein, eine alte Form wie z. B. *Chlamydoselachus anguineus* auf diese Verhältnisse zu untersuchen, vielleicht wäre hier diese Verbindung zwischen Trigemini und den Hautsinnesorganen noch beibehalten.

Weiter will KLINKHARDT die Nackencommissur von einer sich vor der Gehörblase hinaufziehenden Bucht des Supraorbitalfeldes ableiten. Wie bereits erwähnt, entwickelt sich diese in Verbindung mit dem ersten Vagusganglion über der 2. echten Kiemenspalte und kann daher nichts mit dieser Verdickung zu schaffen haben.

Er gibt der Hyomandibularanlage keinen speziellen Namen; dieselbe ist jedoch eine ebenso selbständige Bildung wie die Supra- und Infraorbitalanlage, selbst wenn sie im Supraorbitalfelde verläuft.

KL. behauptet weiter, daß auch die Ampullen sich aus diesen vier primären Ectodermfeldern entwickeln müßten. Er begründet diese Theorie folgendermaßen. Nach MITROPHANOW's Untersuchungen bei *Acanthias* und *Raja* entwickelt sich der Mandibularkanal aus der Verdickung des Zungenbeinbogens, wenn aber bei *Spinax* dieser fehlt, könne nichts anderes als die hyomandibularen Ampullen sich aus der entsprechenden Verdickung entwickelt haben. — Bei *Spinax* fehlt ganz richtig der Mandibularkanal [RÜDD (36)], hier läßt sich aber die hyomandibulare Papillenlinie ¹⁾ mit Sicherheit von der Ver-

1) Diese findet sich auch bei *Acanthias* vor und muß sich auch hier aus der Ectodermverdickung des Zungenbeinbogens entwickelt haben.

dickung des Zungenbeinbogens ableiten, und dies gibt also keine Stütze für KLINKHARDT's Behauptung.

Außerdem kommt es mir als ganz zweifellos vor, daß die linearen Ectodermverdickungen, die man bei 22—24 mm Embryonen vorfindet, zu der Bildung der Sinneskanäle ganz verbraucht werden. Von selbständigen Ampullenfeldern habe ich bei diesen Stadien keine Spur sehen können.

II. Embryonen von ca. 29 mm Länge.

Diese Embryonen entsprechen ziemlich genau BALFOUR's Stadium O. Alle Kiemenspalten sind mit langen fadenförmigen Kiemenfransen versehen, und der Mund ist zu einer schmalen Spalte geworden.

Topographie.

Die Textfigg. K—M sind nach einem ungefähr 29—30 mm langen ZENKER-fixierten Embryo gezeichnet, und man sieht, daß hier ziemlich große Veränderungen im Verlaufe des Sinnesliniensystems eingetreten sind; noch mehr vielleicht fallen die zahlreichen Ampullenanlagen auf.

Die Seitenlinienanlage reicht nun bis ein Stück hinter die 2. Rückenflosse. Die Tasche über deren hinteren Spitze ist jetzt noch tiefer als im vorigen Stadium. Die Linie verläuft einigermäßen geradlinig horizontal in einer sich zwischen den dorsalen und ventralen Abschnitten der Ursegmente einsenkenden Vertiefung, so daß dieselbe von der Rückenseite nicht sichtbar ist (Fig. M). Die Anlage ist nun über den Kiemenregionen völlig zusammenhängend und biegt gerade vor der 1. Kiemenspalte dorsalwärts nach oben und endet unmittelbar hinter der Mündung des Duct. endolymphaticus (l^* , Fig. K).

Längs der ganzen Seitenlinie von vorn bis etwas vor der „Tasche“ sieht man eine Reihe deutlicher Punkte in unregelmäßiger gegenseitiger Entfernung und auf beiden Körperseiten unsymmetrisch angeordnet. Eine ähnliche Reihe von Pünktchen ist nahe der Medianlinie von der 1. Rückenflosse nach vorn wahrzunehmen; über der Kiemenregion biegen sie ventralwärts der Seitenlinie zu (lp u. dp , Fig. K). Diese Punkte längs der Seitenlinie sind die Anlage zu der lateralen Linie der Spaltpapillen oder, nach ALLIS' Bezeichnung, die akzessorische Seitenlinie; die dorsale Reihe ist die Anlage der dorsalen Linie der Spaltpapillen. Letztgenannte hat sich aus dem aufwärts gerichteten Bogen der Seitenlinie über der 3. Kiemenspalte ($d. p$, Fig. A) entwickelt. Ein

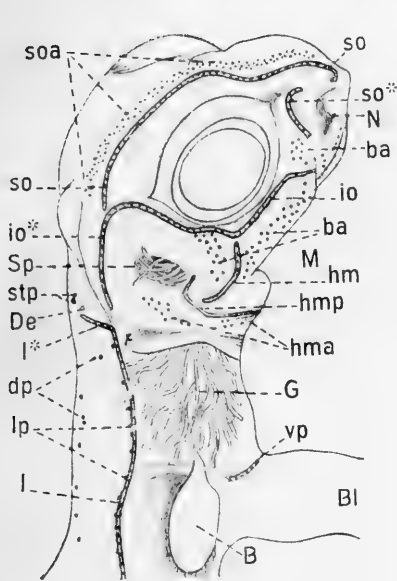


Fig. K.

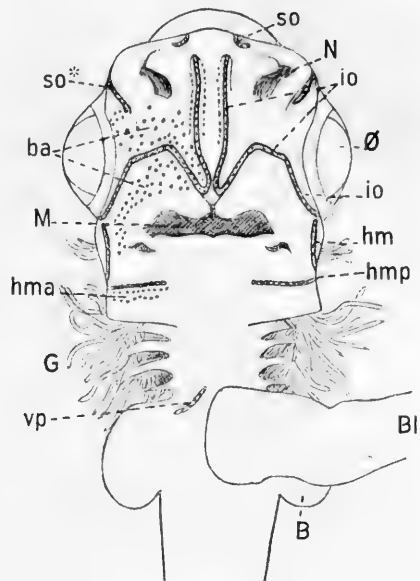


Fig. L.

Fig. K. 29 mm langer *Spinax*-Embryo, Profilansicht. 40:1. *ba* Anlage der Buccalisampullen. *dp* dorsale Spaltpapillenlinie. *io* Anlage des Infraorbitalkanals. *io** dessen Oticusabschnitt. *hm* Anlage des Hyomandibularkanals. *hmp* Anlage der hyomandibularen Spaltpapillenlinie. *hma* Anlage der Hyomandibularampullen. *l* Seitenlinienanlage. *l** deren Supratemporalcommissur. *lp* laterale Spaltpapillenlinie. *so* Anlage des Supraorbitalkanals. *so** dessen ventraler Abschnitt. *soa* Anlage der Superficialis-Ophthalmicusampullen. *stp* supratemporale Spaltpapillen. *vp* Anlage der ventralen Spaltpapillenlinie. *B* Brustflosse. *Bl* Nabelstrang. *De* Mündung des Ductus endolymphaticus. *G* Kiemenfäden. *M* Mundöffnung. *N* Nasenöffnung. *Sp* Spritzloch. *Ø* Auge.

Fig. L. 29 mm langer *Spinax*-Embryo, Ventralansicht. 8:1. Die Bezeichnungen wie bei voriger Figur.

Fig. M. 29 mm langer *Spinax*-Embryo, Dorsalansicht. 8:1. *R₁* 1. Rückenflosse. Sonstige Bezeichnungen wie bei Fig. K.

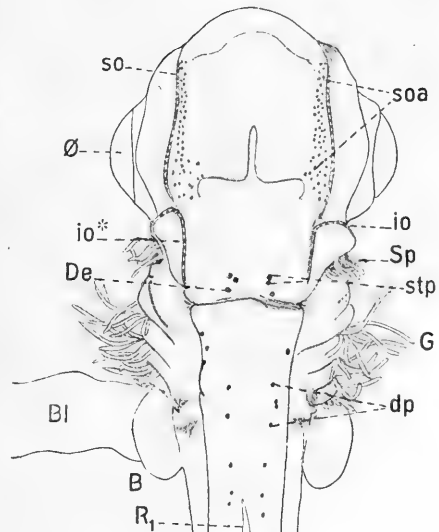


Fig. M.

Zwischenstadium zwischen diesem (auf Fig. A) und Stadien mit völlig getrennten Spaltpapillenanlagen habe ich bei einer Querschnittserie

eines etwa 28 mm langen Embryos, auf das ich später noch zurück kommen will, gefunden.

Unmittelbar vor den äußeren Ohröffnungen sieht man auf jeder Seite 2 Punkte, die man ja mit Leichtigkeit als Anlagen zu den supratemporalen Spaltpapillen (Fig. K u. M) erkennen kann.

Vor der Seitenlinie, ungefähr in der Mitte zwischen 1. Kiemenpalte und Spritzloch, beginnt die Infraorbitalanlage (*io** u. *io*, Fig. K). Sie verläuft zuerst geradlinig nach vorn, biegt darauf hinter dem Auge nach unten, dann unter demselben wieder nach vorn bis ungefähr unter der Mitte, macht hier (Fig. L) abermals eine ziemlich scharfe Biegung nach innen der Medianlinie zu, darauf nach hinten dem Munde zu, wo sie wieder gerade nach vorn umbiegt, wodurch sie beinahe die entsprechende Linie der entgegengesetzten Seite berührt; darauf setzt sie sich der Medianlinie annähernd parallel fort und endet vorn auf der Schnauzenspitze ungefähr auf gleicher Höhe mit dem Vorderrand der Nasenöffnung.

Wie man sieht, hat diese Anlage ein beträchtliches Wachstum von ihrem einfachen Verlauf auf Fig. A—B durchgemacht. Sie ist über dem Spritzloch augenscheinlich mit dem kleinen im vorigen Stadium über dem Spritzloch belegenen isolierten Liniestück (*io**) verschmolzen. Sie (*io**) bildet jetzt den hinteren horizontal verlaufenden Teil der Infraorbitalanlage.

Den Ausgangspunkt der Supraorbitalanlage sieht man ungefähr an derselben Stelle wie im vorigen Stadium, und die Linie verläuft in der Hauptsache ebenso. Gerade vor dem Auge bildet sie eine Ausbuchtung nach der Seite hin, biegt alsdann über den Vorderrand des Rostrums und auf die Ventralseite über, wo sie gerade vor und etwas median von der Nasenöffnung endet. Ferner sieht man zwischen Nasenöffnung und Auge (Fig. K) ein isoliertes Liniestück, das in der Richtung die unmittelbare Fortsetzung von dem letzten Teil der Supraorbitallinie bildet und durch Abschnürung von dessen terminalen nach hinten und außen gerichteten Bogen (s. Fig. A) entstanden ist.

Die Hyomandibularverdickung hat sich gleichfalls in zwei verschiedene linienförmige Verdickungen geteilt, nämlich in eine kurze horizontal verlaufende Linie zwischen Mund und Spritzloch (Fig. K) und eine längere Linie, die von dem Spritzloch bogenförmig nach unten auf der Bauchseite biegt und hier ungefähr parallel der 1. Kiemenpalte verläuft (Fig. K u. L). Die erstgenannte kurze Linie ist die Anlage zum Canalis hyomandibularis, im vorigen Stadium

nur als eine kleine vorspringende Zunge auf der Hyomandibularverdickung sichtbar; die längere Linie ist die Anlage der hyomandibularen Spaltpapillen, deren ventraler Teil genau so wie im vorigen Stadium verläuft und wozu jetzt der oben erwähnte Bogen unter dem Spritzloch hinzugekommen ist.

Weiterhin sieht man jetzt zwischen Brustflosse und Nabelstrang auf jeder Seite eine kurze lineare Verdickung, wovon im vorigen Stadium noch keine Spur zu erblicken war. Wie sich leicht erraten läßt, ist dies die Anlage der ventralen Linie der Spaltpapillen. Über ihrer Hinterspitze ist eine schwache Andeutung zu einer der Seitenlinientasche ähnlichen Bildung wahrzunehmen.

Alle Linienanlagen erweisen sich bei oberflächlicher Betrachtung in diesem Stadium als dichte weiße Linien, worin man in regelmäßigen Zwischenräumen punktförmige Einsenkungen sehen kann, als wären die einzelnen Sinnesorgane im Begriff sich herauszudifferenzieren. Dies ist bei der linienförmigen Anlage der hyomandibularen Papillenslinie zweifellos der Fall. Man sieht nämlich hier an beiden Enden der Linie eine Reihe Einschnürungen auf der Verdickung, was eine Aufteilung in einzelne Organe (Fig. K u. L) andeutet. Die ventrale Linie zwischen Bauchflossen und Nabelstrang gleicht von außen mehr einer Seitenlinienanlage.

Außer diesen Sinneslinienanlagen sieht man nun eine Mannigfaltigkeit von Ampullenanlagen als dichte weiße Punkte in der Haut. Auf der Rückenseite befindet sich median von jeder Supraorbitallinie eine lange schmale Gruppe von Punkten, die sich längs der ganzen Kanalanlage bis zur Schnauzenspitze (Fig. K u. M) erstrecken. Es ist dies die Anlage der Superficialis-Ophthalmicus-Gruppe. Auf der Ventralseite sieht man ähnliche Punkte gleichmäßig verteilt auf die Felder zwischen Infraorbitalkanal und Mund und zwischen Infraorbitalkanal, Nasenöffnung und Auge. Auf jeder Seite des terminalen Teiles des Infraorbitalkanals sieht man eine Reihe „jünger“ erscheinender Ampullenanlagen, die noch immer zum Teil in Streifen zusammenhängen (Fig. L). Auf Fig. K sieht man außerdem noch eine Gruppe von Ampullenanlagen zwischen Spritzloch und der Anlage zum Hyomandibularkanal.

Alles dies zusammen ist die Anlage zu den Buccalisampullen (*ba*). Endlich zieht sich eine Gruppe von Ampullenanlagen von dem Spritzloch hinter den hyomandibularen Papillenanlagen nach unten, d. h. die hyomandibularen Ampullenanlagen.

Die Ampullenanlagen erweisen sich in diesem Stadium bei rein

äußerlicher Betrachtung als kleine scharf begrenzte Papillen, und das wirkt überraschend, daß man in einem dem vorangegangenen so naheliegenden Stadium dieselben so weit differenziert vorfindet. Beim Vergleich unter einer großen Anzahl Embryonen von ungefähr 30 mm Länge zeigte es sich indessen, daß gerade in diesen Stadien von ca. 27—29 mm Länge die einzelnen Ampullen sich aus den zusammenhängenden Feldern herausdifferenzieren und daß die Differenzierung sehr rasch vor sich geht. Demnach wird es bald klar, daß die sehr jungen Ampullenfelder sich bei äußerer Betrachtung nicht von der Haut unterscheiden; die Ampullenanlagen sind somit überhaupt nicht äußerlich sichtbar, bevor die einzelnen Anlagen sich ungefähr völlig herausdifferenziert haben. Diese Tatsache erklärt auch vollständig, wie man bei Embryonen von ungefähr derselben Größe eine augenscheinlich so verschiedene Ausbildung der Ampullen finden kann.

Es sind jedoch nicht nur die Ampullen, die sich bei einigermaßen gleichgroßen Embryonen als so verschieden erweisen, auch hinsichtlich des Verschmelzens der einzelnen Linienstücke in der Kiemenregion und über dem Spritzloch können sich ziemlich große individuelle Variationen geltend machen. So ist bei den wenigsten Embryonen die spätere Nackencommissur (l^* , Fig. K) mit dem horizontal verlaufenden Teil der Seitenlinie so wie auf Fig. K zusammengewachsen, meist ist sie als ein isoliertes Linienstück ungefähr gerade über der 1. Kiemenspalte sichtbar. In vielen Fällen ist in der Seitenlinienanlage auch das Stück an der 1. Kiemenspalte von dem Rest getrennt. Über dem Spritzloch vereinigt sich in der Regel das Stück io^* mit dem Rest der Infraorbitalanlage (wie auf Fig. K), bei einzelnen war es aber zuerst mit der Supraorbitalanlage verschmolzen, bei anderen wieder waren Supra- und Infraorbitalanlage hinter dem Auge verschmolzen, während das Stück io^* noch als isolierte Anlage sichtbar war.

Endlich kann der Abstand zwischen den beiden Infraorbitalkanälen vor dem Munde bedeutend größer als auf Fig. L sein, wo sie sich gegenseitig beinahe berühren.

Die Ampullenanlagen werden in der Regel zuerst median zu den Supraorbitalkanälen in der Bucht vor dem Auge sichtbar und auf der Unterseite zwischen Augen und Mund, darauf zwischen Spritzloch und Hyomandibularkanal, zuletzt gewöhnlich hinter den hyomandibularen Papillenanlagen und zu beiden Seiten von dem terminalen Teil des Infraorbitalkanals. Es ist aber kein nennenswerter Unter-

schied in der Zeit des Hervortretens der verschiedenen Ampullengruppen, und bei 30—32 mm langen Embryonen sind sämtliche Ampullenanlagen bereits herausdifferenziert.

Auf einem Canadabalsampräparat von der Haut zwischen Mund, Spritzloch und 1. Kiemenspalte eines 29 mm langen Individuums (Fig. 2, Taf. 34) sieht man zwischen Spritzloch und Hyomandibularkanal ein Ampullenfeld (ba_5), wo die Herausdifferenzierung der einzelnen Ampullenanlagen gerade vor sich geht und wo man sie Schritt für Schritt verfolgen kann. Man sieht in dem großen Felde kleinere unregelmäßig geformte Felder von noch stärkerer Verdickung (1), wovon die einzelnen Ampullenanlagen sich nach und nach sozusagen „abschnüren“ (Fig. 2 u. 3). Genau dasselbe läßt sich auch im Ampullenfeld (hma) hinter dem ventralen Teil der hyomandibularen Papillenslinie beobachten.

In den linearen Hautverdickungen desselben Präparats fehlt noch jede Andeutung einer Differenzierung der einzelnen Sinnesorgane. Dieser Embryo zeigt somit eine schwächere Differenzierung der Anlagen als der auf Fig. K—M gezeichnete von derselben Länge. Dagegen stimmt das Individuum, dem das Präparat auf Fig. 3, Taf. 34 entnommen ist, schon mehr mit diesem überein. Dies ist ein Canadabalsampräparat aus der Haut derselben Region eines 33 mm langen Embryos. Hier kann man deutlich eine Andeutung der Differenzierung der Sinnesorgane in den Anlagen sowohl des Infraorbital- als auch des Hyomandibularkanals und eine beginnende Abschnürung von Organen an beiden Enden der Anlage der hyomandibularen Spaltpapillenslinie wahrnehmen. Die Ampullenanlagen zu beiden Seiten des Hyomandibularkanals sind scharf voneinander abgegrenzt. Die Zellen der einzelnen Anlagen waren um eine grubenförmige Vertiefung der Hautoberfläche radiär angeordnet. Von den hyomandibularen Ampullen waren die vordersten völlig herausdifferenziert, während die hintersten noch längs der Begrenzungslinie des Feldes zusammenhängen, wie man sieht, eine Entwicklung, die genau der Entwicklung von Hautsinnesorganen an dem Individuum auf den Textfigg. K—M entspricht.

Präparate von abgedeckten Hautstücken aus der Seitenlinienregion wie Fig. 4, Taf. 34 liefern ein ganz interessantes Bild von dem Verhältnis zwischen der eigentlichen und der akzessorischen Seitenlinie. In der Seitenlinie (l) hat die Differenzierung der Sinnesorgane begonnen; auf der Zeichnung sind 2 Organe nebeneinander

angedeutet und etwas von einem 3. ganz unten. Auf jeder Seite der Organe sieht man eine deutliche Einbuchtung in der Verdickung, so daß deren Breite beinahe bis auf die Hälfte reduziert wird, und in diesen beiden Einsenkungen liegt eine runde Verdickung von genau demselben Aussehen wie die Seitenlinienorgane, von der Seitenlinienverdickung durch eine schmale Zone gewöhnlichen Ectoderms getrennt. Diese beiden Anlagen gehören der akzessorischen Seitenlinie zu und sind wahrscheinlich von der eigentlichen Seitenlinienanlage abgeschnürt; man findet sie nämlich stets in solchen Einsenkungen zwischen den Organen der Seitenlinie. In der dorsalen Linie der Spaltpapillen erweisen sich die Anlagen auf ähnlichen Präparaten als etwas größere, mehr diffuse Flecke.

Histologie und Innervation.

Ich hatte zwei Schnittserien von ca. 29 mm langen Embryonen, eine Sagittalschnittserie von einem in Platinchloridsublimat fixierten und eine Querschnittserie von einem in Bouin'scher Lösung fixierten Individuum, beide bis zum Nabelstrang. Es erwies sich, daß das erste, was die Hautsinnesorgane anging, sich genau in demselben Entwicklungsstadium wie das gezeichnete Individuum befand, jedoch war die Schnittrichtung für die Sinnesorgane nicht günstig, und alle Illustrationen sind daher der Querschnittserie entnommen. Dieses Individuum befand sich hinsichtlich der Hautsinnesorgane in einem bedeutend jüngeren Entwicklungsstadium als das gezeichnete und bildete ein interessantes Zwischenstadium zwischen 23 mm langen und den gewöhnlichen ca. 30 mm langen Individuen.

Die Haut hat, mit dem jüngeren Stadium verglichen, keine weitere Differenzierung erfahren.

In den Sinneslinienanlagen hat der Nerv sich von der Ectodermverdickung losgelöst und ist in das Bindegewebe eingesunken. Auf Fig. 5, Taf. 35 sieht man die Seitenlinienanlage und den Lateralnerven ganz frei im Bindegewebe zwischen dem dorsalen und ventralen Abschnitt der Ursegmente. In regelmäßigen Zwischenräumen gehen Nervenäste von dem Hauptnerven zu der Ectodermverdickung aus. In allen terminalen Abschnitten der Sinneslinienanlagen liegt der Nerv noch immer der Verdickung an und verliert sich in derselben zu der Spitze hin, genau in der für das vorige Stadium beschriebenen Weise.

Glossopharyngeus- und Vagusregion.

Auf einem Querschnitt durch die Mitte der Brustflossen, wie Fig. 5¹⁾, sind alle 3 Lateralanlagen getroffen.

Auf gleicher Höhe mit der Chorda sieht man die Anlage der beiden Seitenlinien (*l*, *lp*), zu unterst die eigentliche Seitenlinie (*l*) mit unregelmäßig angeordneten Kernen, darüber, scharf abgegrenzt, ein Organ in der akzessorischen Seitenlinie (*lp*). Im Bindegewebe sieht man einen Querschnitt durch den eben abgeschnürten Nervenast (*x*) des letzten Organs, der nach vorn und unten verlaufend in den Nervus lateralis übergeht. Fig. 10 zeigt eine ähnliche Stelle bei stärkerer Vergrößerung. Die unregelmäßige Anordnung der Kerne in der Seitenlinienverdickung deutet darauf hin, daß sie zwischen zweien ihrer Organe getroffen ist, während das Organ von der akzessorischen Seitenlinie, d. h. die spätere laterale Spaltpapille, wo die ovalen Kerne eine deutliche knospenförmige Anordnung zeigen, durch die Mitte getroffen ist (vgl. Fig. 4, Taf. 34). Fig. 11 zeigt einen Schnitt durch die Seitenlinie gerade dort, wo ein kleiner Nervenast sich vom Ectoderm löst. Hier konvergieren die hohen Cylinderzellen deutlich nach einem außerhalb der Verdickung liegenden Punkt. Auf diesem Schnitt ist nicht die geringste Spur von der akzessorischen Seitenlinie wahrzunehmen; deren Organe werden zwischen jedem 2., jedem 3. oder sogar jedem 4. Seitenlinienorgan getroffen, also in einem höchst unregelmäßigen gegenseitigen Abstand.

Auf der Höhe des Rückenmarks sieht man ferner auf derselben Fig. 5¹⁾ noch eine Hautverdickung, die aus hohen Cylinderzellen besteht, nach außen von einer dünnen Lage Plattenepithelzellen überdeckt. Die beiden Zellenlagen sind durch einen kleinen Hohlraum getrennt. Dies ist die Anlage zu der dorsalen Linie der Spaltpapillen, die sich hier auf einer Entwicklungsstufe zwischen der kurzen zusammenhängenden linearen Verdickung (*dp*) auf der Textfig. A und der Reihe einzelner Papillen auf Textfig. K befindet.

Der hinterste Teil dieser Anlage wurde 13 Schnitte²⁾ hinter Fig. 5 getroffen. Erst erblickte man hier eine kleine kompakte ungeordnete Zellengruppe, die sich im Laufe von ca. 6 Schnitten zu einer inneren Lage von hohen Cylinderzellen mit dem gewöhnlichen Plattenepithel darüber umlagerte. Die Anzahl der Cylinderzellen

1) Diese und folgende Figuren auf Taf. 35.

2) Dicke des Schnittes 7,5 μ .

nimmt rasch zu, sie wird immer breiter und beginnt sich in das Bindegewebe hervorzuwölben. Nach ca. 12 Schnitten entsteht als Folge des raschen Zuwachsens der Cylinderzellen eine Spalte zwischen diesem und dem Plattenepithel. Auf annähernd 20 der folgenden Schnitte sieht man Bilder wie Fig. 6. An der Basis einiger Cylinderzellen zeigt sich eine helle Zone. Diese werden im weiteren Verlauf den Nervenzellen der Seitenlinie des vorigen Stadiums vollkommen ähnlich. Nach diesen 20 Schnitten nimmt die Mächtigkeit der Verdickung rasch ab, bis zum Schluß nur 2—3 niedrige nebeneinander befindliche und noch immer durch einen kleinen Hohlraum von dem Plattenepithel getrennte Cylinderzellen übrig bleiben (Fig. 7); dieses Bild erhält sich auf den nächsten ca. 40 Schnitten ganz ungeändert; die ganze Zeit kann man auch eine kleine helle Nervenzelle innen an der Basalmembran erblicken. Darauf nimmt die Mächtigkeit wieder rasch zu, d. h. die Schnitte treffen das nächste Organ der Reihe (Fig. 8). Dieses zeigt genau dieselbe Zellenanordnung wie das vorhergehende, besitzt aber weniger Cylinderzellen in der Breite, und das Plattenepithel über der Spalte ist dünner. Innen an der Basis ist eine Nervenzelle (*n*) deutlich sichtbar. Diese Verdickung ist im ganzen auf ca. 15 Schnitten zu sehen. Sie ist also beträchtlich kleiner als die vorhergehende. Darauf sieht man auf ca. 25 Schnitten wieder dasselbe Bild wie auf Fig. 7, d. h. eine helle Nervenzelle in der beinahe unveränderten innersten Ectodermsschicht und eine kleine Spalte zwischen dieser und dem Plattenepithel. Dann wird das nächste Organ getroffen; hier wölbt sich aber die Verdickung nicht mehr in das Bindegewebe hinein, sondern ragt etwas über die Oberfläche des Ectoderms hinaus, das Plattenepithel über den Cylinderzellen ist verschwunden, wir haben ein Bild wie auf Fig. 9. Die kleine Nervenzellengruppe ist nun beträchtlich auffallender, ragt jedoch noch immer nicht in das Bindegewebe hinein. Auf Fig. 9 kann man gleichfalls sehen, daß das Organ der Seitenlinie viel näher liegt als das vorige. Dieses Organ ist ebenfalls auf ca. 15 Schnitten sichtbar; auf den letzten derselben ragt das Nervenfeld deutlich in das Bindegewebe hinein und schnürt sich, indem die Verdickung verschwindet, vom Ectoderm ab. Auf den folgenden Schnitten sieht man es als einen kleinen Nervenquerschnitt dem Ectoderm dicht anliegend; letzteres weist hier keine Eigentümlichkeiten auf. Man trifft weiterhin noch 3—4 solcher Organe in stetig geringer werdendem Abstand von der Seitenlinie an, das letzte derselben so genähert, daß es ebensogut der akzes-

sorischen Seitenlinie angehören könnte. Es wird indessen von demselben kleinen Nervenast innerviert, der die nach hinten liegenden Organe versorgt hat und gehört daher zur dorsalen Reihe. Dieser kleine Nervenzweig entspringt zusammen mit einem anderen kleinen Nerven, der ein kleines Seitenlinienstück versorgt, dem Vagusganglion gerade dorsal vor dessen 2. epibranchialen Ast, und die repräsentieren also zusammen den 2. „Ramus dorsalis“ oder Supratemporalast des Vagusganglions.

Die Herausdifferenzierung der einzelnen Organe von der linienförmigen Anlage der dorsalen Linie von Spaltpapillen beginnt also hier vorn, wo, wie wir jetzt gesehen haben, die Organe am weitesten differenziert sind. Die 3—4 vordersten werden von einem kleinen Seitenzweige des 2. Supratemporalastes des Vagus innerviert, der im Bindegewebe unmittelbar unter der Organreihe verläuft. Weiter nach hinten geht der Nerv in die Haut hinüber und läßt sich weiter nach hinten auch zwischen den Organen in der Haut verfolgen. Der Nerv besteht jetzt nur aus ein paar Achsencylindern und verliert sich zuletzt in der hintersten längsten Verdickung. Diese muß die Anlage zu einer Reihe von Organen in sich einschließen, denn, wie erwähnt, war sie auf ca. 40 Schnitten sichtbar, während die Organe davor nur auf etwa 15 Schnitten zu sehen waren. Während ihres weiteren Wachstums nach hinten werden die einzelnen Organe alsdann von ihrem vordersten Ende abgeschnürt.

Es ist interessant, die genaue Übereinstimmung zwischen der Entwicklung dieser Anlage und der der Seitenlinie zu beobachten. Mit Beginn der Differenzierung in der inneren Zellschicht löst sich die Verbindung zwischen dieser und dem Plattenepithel, und es entsteht hier ein kleiner, der „Seitenlinientasche“ vollkommen entsprechender Hohlraum, nur in etwas kleinerem Maßstabe. Haben die Sinnesorgane alsdann eine gewisse Größe erreicht, so platzt dieses Plattenepithel, und die Anlage liegt frei an der Oberfläche.

Genau dieselbe Art des Wachsens findet man auch in der Anlage der ventralen Spaltpapillenlinie, deren Hinterende vor dem Nabelstrang ungefähr gerade unter dem Vorderrande der Brustflosse und mitten zwischen dieser und der Medianlinie (Fig. 13) getroffen wird. Hier fällt die Ähnlichkeit mit der Seitenlinienanlage noch mehr auf, da auch die Größe hier besser übereinstimmt.¹⁾ Ein paar

1) Mrk. Vergr. bei Fig. 1, 2 u. 4 der Seitenlinienanlage = 165, bei Fig. 6—14 dagegen = 185.

Schnitte vor diesem wird das indifferente Epithel durchbrochen, verschwindet schnell, und man sieht auf einer Reihe von Schnitten Bilder wie auf Fig. 14. Die Verdickung erstreckt sich nach und nach etwas mehr aufwärts längs der Seiten¹⁾, schnürt einen kleinen Nervenast ab und verschwindet. Der Nerv ist so klein, daß es schwierig ist, ihn weiter zu verfolgen. Soweit ich feststellen konnte, zog er sich durch den 4. Kiemenbogen hinauf und wurde von dem hintersten Teil des Vagusganglions aufgenommen. Es wäre vielleicht natürlicher erschienen, wenn er hinter der hintersten Kiemenpalte nach oben und in den Ramus intestinalis (*int?*, Fig. 1, Taf. 34)²⁾ übergegangen wäre.

Ferner ist zu beachten die Innervierung des vordersten Teiles der Seitenlinie oder, richtiger ausgedrückt, die jetzige gegenseitige Lage der kurzen, getrennten Linienanlagen über den vordersten Kiemenpalten, welche beim vorigen Stadium beschrieben wurden.

Der Lateralisast des Vagusganglions mündet ins Ganglion ungefähr mitten zwischen dessen 2. und 3. epibranchialen Ast, d. h. zwischen der 3. und 4. Kiemenpalte.

Unmittelbar davor ist die Seitenlinienverdickung augenscheinlich verschwunden, jedenfalls ist sie auf einigen Schnitten bedeutend schwächer als sonst. Verfolgt man nun die Schnittserie von hinten nach vorn, so trifft man gerade hinter der 3. Kiemenpalte ein kleines Seitenlinienstück an, das von dem kleinen Nervenast innerviert wird, der von dem Nerven der dorsalen Spaltpapillenlinie ausgeht. Vor dieser Verdickung sieht man eine neue und vollständige Unterbrechung der Seitenlinienverdickung. Die nächste Verdickung erstreckt sich wiederum von der 3. Kiemenpalte nach vorn, und gerade hinter der 2. Kiemenpalte löst sich ein kleiner Nerv ab, und die Verdickung verschwindet allmählich. Auf den nächstfolgenden Schnitten sieht man nun den Querschnitt durch diesen kleinen Nerven, bis er über der 2. Kiemenpalte in den dorsalen Ast des ersten Vagusganglions, den Ram. supratemporalis, übergeht. Dieser ist ein kräftiger Nerv, der sich in zwei Äste spaltet, in den erwähnten kleinen Seitenlinienast und in einen größeren nach oben und vorwärts gerichteten, der die Nackencom-

1) Sie scheint also einen etwas anderen Verlauf als auf Fig. K u. L zu nehmen.

2) Auf einer einzigen Schnittserie von 83 mm langen Embryonen habe ich den Nervenast hinter der 5. Kiemenpalte nach oben verfolgen können.

missur (7*) innerviert. — (Die Nackencommissur wird erst weiter nach vorn, ungefähr über der 1. Kiemenspalte, von den Schnitten getroffen.)

Bereits hinter der 2. Kiemenspalte hatte sich eine neue kräftige Seitenlinienverdickung gezeigt. Sie setzt sich nach vorn bis zur 1. Kiemenspalte fort und gibt einen in das Glossopharyngeusganglion übergehenden Nerven ab. Erst wenn diese Verdickung der Seitenlinie passiert ist, wird die Nackencommissur getroffen.

Hier sind augenscheinlich die Organanlagen, die sich von den Lateralverbindungen über den 3 ersten echten Kiemenspalten entwickelt haben, in ihre gegenseitige Lage verschoben worden. Wie bereits bei dem vorigen Stadium erwähnt, waren aus jeder von diesen Lateralverbindungen schon damals zwei getrennte Anlagen entstanden, nämlich eine Seitenlinienanlage im eigentlichen Sinne des Wortes und eine mehr dorsal belegene Anlage, respektive die supratemporalen Spaltpapillen, die Nackencommissur und die dorsale Linie der Spaltpapillen. Damals fanden sich die dorsalen Anlagen gerade über den entsprechenden Seitenlinienanlagen vor und gerade über den 3 ersten Kiemenspalten, respektive von dem Glossopharyngeusganglion, dem 1. und 2. Vagusganglion innerviert.

Vergleicht man die Totalbilder von diesen beiden Stadien (Textfig. A u. K), so sieht man, wie der Abstand zwischen dem Spritzloch und der 1. Kiemenspalte wegen der stärkeren Kopfkrümmung verhältnismäßig viel größer geworden ist. Hierunter werden aber die erwähnten dorsalen Anlagen im Verhältnis zu den ihnen entsprechenden Seitenlinienanlagen nach vorn verschoben, so daß in diesem Stadium die Nackencommissur vor dem Seitenlinienstück der Glossopharyngeusanlage und die supratemporalen Spaltpapillen statt gerade über der ersten Kiemenspalte ungefähr mitten zwischen dieser und dem Spritzloch zu liegen kommen. Ein Stück der Seitenlinie hinter der Nackencommissur wird also vom Glossopharyngeus innerviert, nicht, wie man nach dem vorigen Stadium erwarten könnte, ein Stück vor derselben.

Ich erwähnte bei Behandlung der topographischen Verhältnisse, daß ich bei einigen Individuen dieser Größe erstens eine Trennung der Nackencommissur von der übrigen Seitenlinienanlage, sodann eine Unterbrechung der Seitenlinie hinter der 1. Kiemenspalte konstatieren konnte. Es war höchst wahrscheinlich der Glossopharyngeus-Abschnitt, der hier am längsten isoliert geblieben war.

Der Ram. supratemporalis glossopharyngei spaltet sich gleich

nach dem Heraustreten aus dem Ganglion in 2 Äste, genau wie der entsprechende Ast des Vagus I, von denen der eine also in die Seitenlinie eintritt, der andere sich gleich wieder in 2 Äste spaltet, die vorwärts und aufwärts unmittelbar unter der Haut verlaufen. Es war mir auf diesen für Nervenuntersuchungen ungeeigneten Schnitten nicht möglich, die Nerven bis zu den supratemporalen Papillenanlagen zu verfolgen. Auf Präparaten von Hautstücken dieser Region sieht man indessen die zwei Nerven der Papillenanlagen schwach konvergieren gegen einen Punkt in der Seitenlinienregion über der 1. Kiemenspalte; es ist daher sehr wahrscheinlich, daß dieser sich beinahe an seinem Ursprungsort spaltende Glossopharyngeusast zu den supratemporalen Papillen hinzieht. Diese erscheinen in diesem Stadium als zwei ganz kurze parallele, nach vorn und dorsalwärts wachsende Verdickungen; die vorderste erstreckt sich etwas höher hinauf zur Medianlinie als die hintersten. Ganz oben sieht man bei beiden eine ähnliche „Taschenbildung“ wie bei der dorsalen Papillenlinie des Rückens, d. h. die konvergierenden Cylinderzellen sind durch einen kleinen Hohlraum von dem Plattenepithel getrennt. Weiter unten folgen Bilder wie Fig. 12, Taf. 35, d. h. große cylinderförmige Zellen, knospenförmig angeordnet und eine kleine Nervenzellengruppe innen an der Basalmembran.

Diese zwei Papillen entstehen also nicht wie in der dorsalen Linie der Spaltpapillen durch Abschnürung von einer fortlaufenden linearen Anlage, sondern durch Spaltung der ersten ganz jungen Anlage und fortgesetztes paralleles Wachstum dieser beiden Teile.

Hält man diese Tatsache fest, so wird man die vollständige Übereinstimmung zwischen dieser Anlage und der des Facialisganglions gewahr. Das Facialisganglion hat unzweifelhaft von Anfang an nur eine Lateralverbindung mit der Haut, und zwar über dem Spritzloch. In Übereinstimmung mit den nach hinten zu folgenden Lateralverbindungen sollte man also erwarten, daß hiervon eine Seitenlinienanlage im eigentlichen Sinne und eine mehr dorsal belegene Organanlage entstehen würden. Und tatsächlich ist es gerade das, was man hier findet: das Seitenlinienstück ist das Stück *io** über dem Spritzloch, das sich in Verbindung mit dem Ram. oticus entwickelt, und die dorsale Anlage ist hier, wie beim Glossopharyngeus, in zwei gleichwertige Anlagen gespalten, nämlich in die beiden mächtigen Sinneslinienanlagen: Canalis supra- und infraorbitalis (s. Textfig. A).

Die Seitenlinie sollte deshalb eigentlich als die Linie definiert

werden, die durch Verschmelzen der ventralen Teile der Lateralverbindungen entsteht; folglich sollte das Stück *io** zur Seitenlinie und nicht zum Infraorbitalkanal gerechnet werden. Da jedoch stets das letztere geschieht, so nützt es kaum etwas, hierin eine Veränderung zu versuchen.

Die Hyomandibularanlagen.

Wenn die echten Kiemenspalten passiert sind, gelangt man zu den Sinneslinienanlagen des Zungenbeinbogens.

Auf denselben Schnitten, wo man die ventrale Berührung zwischen Zungenbeinbogen und Kieferbogen verfolgen kann, entspringt vom Ramus hyomandibularis ein Nervenzweig mit Richtung gegen das Ectoderm hin. Gerade unter diesem spaltet sich der Nerv in 3 Äste, wovon der eine horizontal nach vorn verläuft zur Anlage der hyo-

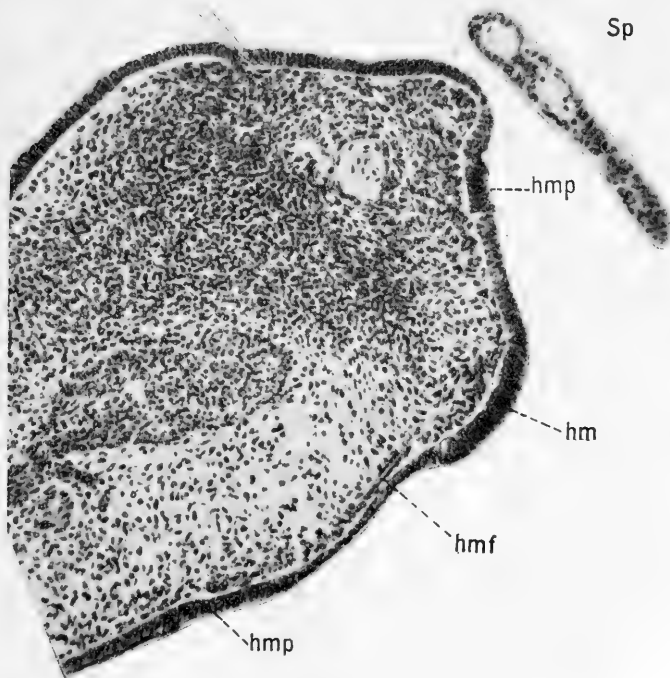


Fig. N.

Von einem Querschnitt eines 29 mm langen Embryos. 72:1.

hmp das dorsale und das ventrale Ende der Anlage der hyomandibularen Spaltpapillenlinie. *hmf* ein ventral verlaufender Zweig des Ram. hyomand. VII. *hm* Querschnitt durch die Anlage zum Hyomandibularkanal. *Sp* Spritzloch (vgl. Fig. K, S. 487).

mandibularen Sinneslinie (*hm*, Textfig. N), der andere in den lateralen Teil der hyomandibularen Spaltpapillen übergeht, der 3. ihre ventrale Abteilung versorgt.

Wie man hier sieht, trifft ein Querschnitt aus dieser Region die Papillenlinie sowohl gerade unter dem Spritzloch als ganz unten auf der Ventralseite und mitten dazwischen die Sinneslinie (vgl. Textfig. K).

Hinsichtlich der Histologie dieser Anlagen habe ich nichts weiter zu bemerken, als daß sie die genaueste Übereinstimmung mit den übrigen Sinnes- und Papillenanlagen aufweisen.

Ich erwähnte in der Topographie (Fig. K u. Taf. 34 Fig. 3), daß die Aufteilung der Papillenlinie in einzelne Organe an beiden Enden begann, d. h. an den terminalen Enden der Anlage, anstatt an den proximalen, wie bei der dorsalen Papillenlinie des Rückens. Dieser Unterschied rührt vielleicht daher, daß in dieser letzten die Abschnürung von Einzelorganen bereits beginnt, während die Anlage noch längs der Medianlinie nach hinten wächst, in der Hyomandibularanlage dagegen augenscheinlich nicht, bevor die Linie ihre schließliche Lage erreicht hat.

Man sieht also, daß auch in Verbindung mit dem sich von dem postbranchialen Facialisast abzweigenden Ramus hyomandibularis entwickeln sich Sinnesorgane. Es fragt sich nun, ob sich bei den nach hinten liegenden Kiemenspaltennerven ähnliche Verhältnisse vorfinden. Für den vordersten Teil der Glossopharyngeus-Vagus-region fällt die Antwort auf diese Frage negativ aus; es finden sich hier keinerlei Hautsinnesorgane in Verbindung mit postbranchialen Ausläufern des Glossopharyngeus- und Vagusganglions vor. Nur ganz hinten in der Kiemenregion hat man in der ventralen Spaltpapillenlinie eine Organanlage, deren Nerv sicherlich einem postbranchialen Zweig zu einem der hintersten Vagusganglien entspringt. Hier, wo keine Spaltung der Lateralverbindung stattfindet, entwickeln sich wieder postbranchiale Sinnesorgane¹⁾.

Ich fand auch in dieser Schnittserie keine Ampullenanlagen angedeutet, nicht einmal Ampullenfelder. Dagegen waren die Ampullen auf einer Querschnittserie von einem anderen ca. 29 mm

1) Ich halte es so nämlich für ausgeschlossen, die Organe der akzessorischen Seitenlinie als einen dorsalen Teil einer Lateralverbindung zu betrachten, da sie durch Abschnürung von der eigentlichen Seitenlinie auf einem späteren Stadium entstehen.

langen Embryo bereits angelegt. Ein Querschnitt vor dem Spritzloch, wie Fig. O, geht durch das Feld, von dem die Ampullen dorsal vom Canalis hyomandibularis sich entwickeln (ba_5), weiterhin durch die Anlage des erwähnten Kanals (hm), und das Ampullenfeld zwischen diesem und dem Munde (ba_4), wo man deutlich zwei Ampullenanlagen erkennen kann. Im Felde ba_5 beginnen die Zellen sich gruppenweise konzentrisch anzuordnen, wie Fig. 15, Taf. 35 das bei stärkerer Vergrößerung zeigt.

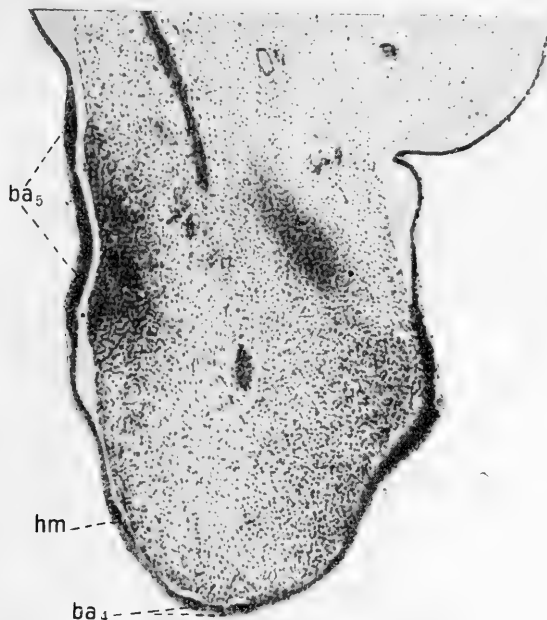


Fig. O.

Von einem Querschnitt eines 19 mm langen Embryos. 40:1.

ba_5 Schnitt durch das Ampullenfeld zwischen Spritzloch und Hyomandibularkanal, ba_4 durch das Feld zwischen Hyomandibularkanal und Mund. hm Hyomandibularkanal(anlage).

Ich hoffte die entsprechenden Nerven auf diesen Entwicklungsstadien bis zurück an ihren Ursprungsort verfolgen zu können, um so die Verbindung zwischen Ampullenfeldern und Sinneslinienanlagen klarzulegen. Leider erwies es sich als unmöglich, diese Absicht durchzuführen; teils waren die Schnittserien nicht vollständig genug, teils ließen sich die Nerven nicht immer mit Sicherheit im Bindegewebe unterscheiden. Wie bereits früher erwähnt, bin ich indessen

vollkommen überzeugt, daß die Ampullenfelder sekundär später als die Sinneslinienfelder entstehen.

Erstens werden diese letzten sogenannten Ectoderm-„Felder“, d. h. die linearen Verdickungen, in der Bildung der Sinneslinie verbraucht. Außerdem weist gerade hier in der unter dem Spritzloch belegenen Region ein Umstand bei der Innervierung der Ampullen stark darauf hin, daß die Ampullenfelder ohne jeden Zusammenhang mit den Sinneslinien angelegt worden sind.

Auf Textfig. K sieht man mehrere Ampullenanlagen zu beiden Seiten vom Canalis hyomandibularis. Die Kanalanlage wird hier vom Ramus hyomandibularis versorgt, während die Ampullen auf beiden Seiten unmittelbar neben derselben, wie wir später sehen werden, vom Buccalis innerviert werden.

Wären nun Ampullen und Sinneslinienanlagen ein und denselben primären Ectodermfeldern entsprungen, so müßten diese Kanalanlagen und diese Ampullen sich zufolge ihrer Lage unbedingt aus ein und demselben Feld entwickelt haben, doch müßten sie dann auch von demselben Nervenstamm innerviert werden. Da das aber nicht der Fall ist, so betrachte ich das als einen Grund mehr anzunehmen, daß die Ampullenfelder unabhängig von den ersten Sinneslinienanlagen entstehen.

Den übrigen Facialisanlagen will ich nur ein paar Worte widmen. Die Anlagen der Sinneslinien zeigen sich in ihren proximalen Teilen immer etwas weiter entwickelt als die Seitenlinie. Die Anordnung der Cylinderzellen in der Verdickung ist derjenigen der Seitenlinie ganz gleich, indem man nämlich dort, wo ein kleiner Nervenzweig sich von der Verdickung loslöst, die Zellen in der regelmäßigen, die begonnene Herausbildung der Sinnesorgane andeutenden knospenförmigen Anordnung wahrnimmt. Aber bei den Facialislinien sieht man gleichfalls, daß die Anlagen hier etwas grubenförmig vertieft sind, so als ob der Nervenzweig das Organ etwas nach innen gezogen hätte. Diese Vertiefung ist die erste schwache Andeutung der späteren Seitenkanäle.

Vergleiche.

Was die Rolle anbetrifft, die der Glossopharyngeus bei der Innervierung der Hautsinnesorgane spielt, so haben sich hier verschiedene Meinungen geltend gemacht. Bereits VAN WIJHE und DOHRN erwähnen beim Glossopharyngeus einen Ramus dorsalis, der

sich in Verbindung mit den Anlagen zu „Schleimkanalorganen“ entwickelt. KLINKHARDT hat eine Glossopharyngeus-Lateralverbindung erwähnt, ohne jedoch anzudeuten, wozu sich diese nachher entwickelt. ALLIS fand bei *Amia*, daß der Glossopharyngeus außer „pit organs“ auch ein vor der Supratemporalcommissur belegenes Organ der Seitenlinie versorgt. EWART konnte weder bei *Laemargus borealis* noch bei *Raja batis* irgendeine Verbindung zwischen Glossopharyngeus und Sinnesliniensystem feststellen; aber hauptsächlich deswegen, weil ALLIS das bei *Amia* gefunden hatte, läßt er auf seinem schematischen Nervendiagramm den Glossopharyngeus einige „sensory follicles“¹⁾ und etliche Organe ganz vorn in der Seitenlinie vor der Supratemporalcommissur innervieren. COLE schließt den Glossopharyngeus völlig von der Innervierung des Sinnesliniensystems der *Chimaera monstrosa* aus, erwähnt aber, daß das Ganglion auch hier einen sich nach oben zur Haut vor der äußeren Ohröffnung hinziehenden Nervenzweig aussendet, so daß es sich gewiß auch bei *Chimaera monstrosa* zeigen wird, daß dieser jedenfalls die hier belegenen freien Nervenbügel innerviert, welche übrigens bis jetzt niemand wahrgenommen hat. Es ist somit nur bei *Amia* mit Sicherheit nachgewiesen, daß der Glossopharyngeus Organe der Seitenlinie innerviert²⁾, und zwar hier ein paar Organe vor der Supratemporalcommissur, während er bei *Spinax* die unmittelbar hinter derselben belegenen Organe versorgt.

In seiner Abhandlung über *Mustelus* deutet ALLIS an, daß der Glossopharyngeus auch bei dieser Form Organe der Seitenlinie innerviert, indem er hier einen deutlichen dorsalen Zweig entdeckt hat, der gegen die Seitenlinienorgane hinter der Commissur hinzieht. Im übrigen war seine Schnittserie nicht so zuverlässig, daß er etwas mit Sicherheit zu behaupten wagte, sondern er beschränkt sich darauf zu sagen, falls der Glossopharyngeus bei *Mustelus* Organe der Seitenlinie innervieren sollte, so müßten diese hinter der Commissur und nicht, wie EWART andeutet, vor derselben liegen. Wenn EWART auf seinem Diagramm den Glossopharyngeus vor der Commissur belegene Organe versorgen läßt, so liegt das vermutlich teils daran, daß er meint, der Lateralis versorge auch einen Teil des Kanals vor der Commissur und müßte folglich der Glossopharyngeus

1) = FRITSCH's „Spaltpapillen“.

2) Nach WIEDERSHEIM, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, auch bei Teleosteen.

noch weiter nach vorn angebracht werden, teils weil ALLIS die Seitenlinienorgane des Glossopharyngeus vor der Commissur gefunden hatte. Dieser Gegensatz zwischen *Mustelus* und *Spinax* auf der einen und *Amia* auf der anderen Seite muß wahrscheinlich durch die verschiedenen Wachstumsverhältnisse bei diesen Formen verursacht sein. *Amia* fehlt ja das Rostrum der Selachier, und *Amia* kann wohl infolgedessen in keinem Stadium ein solch unverhältnismäßig starkes Wachstum der dorsalen Region des Kopfes aufweisen, diese wird ja bei den Selachiern zum Teil auf die Unterseite des Rostrums herabgezogen, folglich findet bei *Amia* auch keine Verschiebung statt von den kleinen getrennten Sinneslinienanlagen in der Kiemenregion.

Das Verhältnis, daß der Lateralis Seitenlinienorgane vor der Supratemporalcommissur versorgen soll, ist außer von EWART von keinem Anderen bewiesen worden. EWART teilt indessen mit, daß dies bei *Laemargus* und *Raja* der Fall sei. Dagegen ist das bei *Spinax* nicht der Fall, auch nicht bei *Mustelus*, *Chimaera* und *Amia*, überhaupt nicht bei anderen als bei den zwei von EWART untersuchten Formen. EWART's Nervendiagramm kann daher kaum als ein allgemeines Bild für die Innervationsverhältnisse bei den Selachiern gelten.

Es besteht noch eine andere Nichtübereinstimmung zwischen diesem und den Innervationsverhältnissen bei *Spinax*. Der dem 1. Vagusganglion entstammende Supratemporalzweig bleibt bei *Spinax* als ein selbständiger von dem Lateralis getrennter Nervenzweig erhalten, während der sich zu der dorsalen Spaltpapillenlinie hinziehende Ast später wahrscheinlich dem Lateralis entspringt.

Über die Topographie und Histologie der Sinneslinien in den entsprechenden Stadien finden sich keine früheren Mitteilungen vor.

Resumé.

Die Hauptresultate dieser Untersuchungen der Embryonalstadien von ca. 20—30 mm Länge lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die Sinneslinien und freien Nervenbügel — Spaltpapillen — entwickeln sich aus den Lateralverbindungen, die die Ganglien der Kiemenregion mit dem Ectoderm über den Kiemenspalten eingehen.

2. Was die ersten 4 Kiemenganglien anbelangt, Facialis, Glossopharyngeus- und die beiden vordersten Vagusganglien, so verläuft ihre erste weitere Entwicklung in völliger Übereinstimmung.

Jeder Lateralverbindung entspringen 2 Anlagen: eine Ectodermverdickung gerade über der entsprechenden Kiemenspalte und eine von ihr getrennte mehr dorsal belegene Verdickung, jede mit ihrem Nervenast, die sich bei der Einmündung in das Ganglion miteinander vereinigen. Von diesen Verdickungen gehen alle die ventralen in die Seitenliniēanlage ein. Die dorsale Verdickung spaltet sich beim Facialis und Glossopharyngeus wiederum in 2 Anlagen, nämlich beim Facialis in die Supra- und Infraorbitalanlagen, beim Glossopharyngeus in die Anlagen zu den beiden supratemporalen Spaltpapillen. Bei den beiden vordersten Vagusganglien entwickeln sich die dorsalen Anlagen bzw. zu der Supratemporalcommissur und der dorsalen Spaltpapillenlinie.

3. Bei den beiden hinteren Vagusganglien geht die ganze Lateralverbindung in die Seitenlinienanlage ein, allerdings kann hierbei die akzessorische Seitenlinie nicht der dorsalen Abzweigung der voranliegenden Lateralverbindungen gleichgestellt werden.

4. Beim Facialisganglion entwickeln sich Hautsinnesorgane gleichfalls in Verbindung mit dessen postbranchialem Zweige, nämlich die hyomandibularen Organanlagen. Eine entsprechende Anlage findet sich auch in Verbindung mit einem der zwei hinteren Vagusganglien in der ventralen Spaltpapillenlinie zwischen Brustflosse und Nabelstrang.

5. Die Lateralverbindung des Ciliarganglions wird in der Regel ganz reduziert; bleibt sie erhalten, so sind die Sinnesorgane in die Supraorbitalanlage eingezogen.

6. Die LORENZINI'schen Ampullen entwickeln sich aus Ectodermfeldern, die später als diejenigen der Sinneslinie entstehen.

III. Spätere Embryonalstadien.

Was diese Stadien anbetrifft, so will ich zuerst die späteren topographischen Veränderungen fertig beschreiben, darauf die verschiedenen Organe, Sinneslinien, Spaltpapillen und LORENZINI'schen Ampullen, jedes für sich behandeln und deren weitere Entwicklung vom Stadium der Ectodermverdickung bis zu dem fertigen Organe durchgehen.

Topographie.

Der Verlauf der Sinneslinien ist in ihren Hauptzügen bereits bei ca. 30 mm langen Embryonen angedeutet; bei ca. 40 mm langen

Embryonen ist ihr Verlauf selbst in Einzelheiten genau derselbe wie bei erwachsenen Individuen, nur daß die Anlagen noch zum größten Teil linienförmige Verdickungen in der Haut und nicht Kanäle unter der Haut sind. Bei 50–55 mm langen Embryonen haben sich die Sinneslinienanlagen vollständig vom Ectoderm losgelöst und stehen bei einer großen Anzahl von Seitenkanälen in Verbindung mit der Oberfläche. Außer den Seitenkanalporen sieht man jedoch immer noch die Sinneslinien in ihrem ganzen Verlauf durch die klare Haut durchschimmern.

Die Ampullenanlagen sieht man bei 35 mm langen Embryonen auch noch nur als Verdickungen des Ectoderms, die jedoch gegen das Bindegewebe ziemlich stark hervorgewölbt sein können. Dann wachsen sie als lange röhrenförmige Anlagen schnell tief in das Bindegewebe hinein, und bei 50–55 mm langen Embryonen sieht man von außen nur die Poren der Kanäle, während die inneren blinden Enden so tief eingesenkt sind, daß sie von außen nicht mehr wahrzunehmen sind.

Auf Fig. P u. Q von einem ca. 45 mm langen und Fig. R von einem ca. 60 mm langen Embryo sind daher außer den Seitenkanalporen und z. T. den Seitenkanälen selbst, auch der Verlauf der Sinneslinien eingezeichnet, von den Ampullenröhren aber nur die Mündungen. Außerdem sind die Anlagen der Spaltpapillen eingezeichnet, in diesem Stadium als runde weiße Punkte in der durchsichtigen Haut sichtbar.

Vergleicht man nun Fig. P u. Q mit Fig. K u. L, so sieht man, daß nach dem ca. 30-mm-Stadium noch weitere Verschmelzungen zwischen den ursprünglich getrennten Sinneslinienanlagen stattgefunden haben. Das Oticusstück (*io**) des Infraorbitalkanals (= GARMAN's „occipital“) ist jetzt hinten mit der Seitenlinie verschmolzen, der Supraorbitalkanal (*so*) vereinigt sich mit dem Infraorbitalkanal (*io*), gerade da, wo letzterer bogenförmig hinter dem Auge umbiegt. Unmittelbar bevor er die Unterseite erreicht, beschreibt er einen kleinen S-förmigen Bogen, und wo er unter dem Auge hinziehend nach vorn umbiegt, nimmt er von hinten den horizontal verlaufenden Hyomandibularkanal auf (*hm*). Ungefähr unter dem vordersten Rande des Auges nimmt er das Stück *so** des Supraorbitalkanals (= GARMAN's „subrostral“) in sich auf, setzt sich dann in einem großen S-förmigen Bogen gegen die Medianlinie zu fort und biegt danach nach hinten gegen den Mund zu. Indem er dann nach vorn umbiegt, verschmilzt er auf eine kurze Strecke mit der ent-

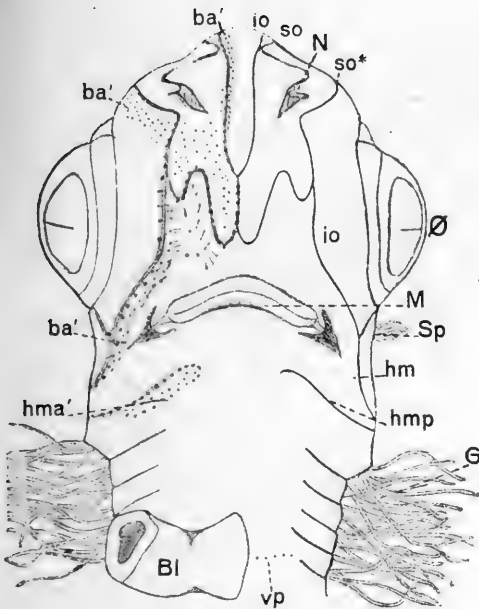


Fig. P.

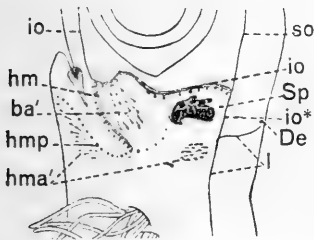


Fig. Q.

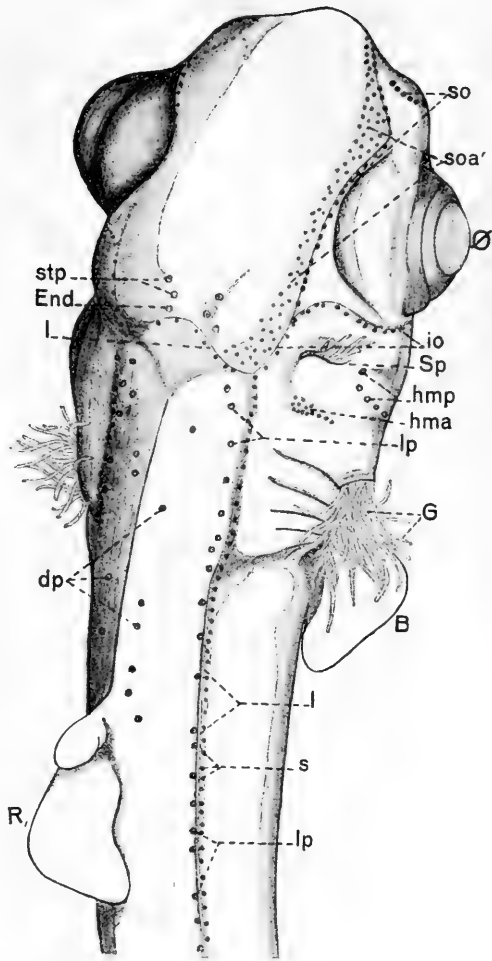


Fig. R.

Fig. P. Kopf eines 45 mm langen *Spinax*-Embryos, Ventralansicht. 6:1. Vom Sinnesliniensystem sind die Poren an der Oberfläche deutlich, während Haupt- und Seitenkanäle nur durch die Haut durchschimmern. Von den Ampullen sieht man jetzt auch nur die Poren. *ba'* Poren der Buccalisampullen. *hm* Hyomandibularkanal. *hma'* Poren der Hyomandibularrampullen. *io* Infra-, *so* Supraorbitalkanal. *so** dessen ventraler Abschnitt. *vp* ventrale Spaltpapillienlinie. *Bl* Nabelstrang. *G* Kiemenfaden. *M* Mundöffnung. *N* Nasenöffnung. *ø* Auge.

Fig. Q. Die Region zwischen Auge und der 1. Kiemenspalte eines 45 mm langen Embryos, Profilansicht. 6:1. Sinneslinien, Ampullenporen und Spaltpapillen, die auf Fig. P und R nicht zu sehen sind. *io** Oticusabschnitt des Infraorbital-

kanals. *l* Seitenlinie. *De* Mündung des Ductus endolymphaticus. *Sp* Spritzloch. Sonst wie bei Fig. P.

Fig. R.¹⁾ 60 mm langer *Spinax*-Embryo schräg von oben gesehen. 6:1. Hier sind von den Sinneslinien meistens nur die Poren zu sehen, zuweilen schimmern die Seitenkanäle und bei der Seitenlinie auch der Hauptkanal durch die Haut hindurch. Von den Ampullen sieht man hier nur die Poren. *dp* dorsale, *lp* laterale Spaltpapillenlinie. *s* Seitenkanäle. *stp* supratemporale Spaltpapillen. *B* Brustflosse. *G* 1. Rückenflosse.

sprechenden Linie von der anderen Seite, zwar auf der Stelle, wo die Linien bereits im vorigen Stadium einander beinahe berührten (= GARMAN's „median“), darauf trennen sich die Äste und verlaufen nach vorn zu der Schnauzenspitze, ungefähr parallel mit der Medianlinie und enden ohne Verbindung mit den Rückenlinien.

Die beiden Stücke der Supratemporalcommissur sind bei 45 mm langen Embryonen median auf der Rückenseite noch weit voneinander getrennt, während sie bei 60 mm langen Embryonen (Fig. R) in eine nach vorn gerichtete Spitze zusammenlaufen. Im übrigen ist der Verlauf der Linien hier derselbe wie im vorigen Stadium, d. h. die Seitenlinie hat sich nach hinten bis an die Spitze der Wirbelsäule verlängert.

Die Seitenkanäle verlaufen teils senkrecht zwischen den Sinneslinien und der Haut, wie z. B. beim Terminalabschnitt des Infraorbitalkanals, wo man auf der Zeichnung die Poren gerade über der Linie sieht, teils verlaufen sie schräg, wie z. B. beim Infraorbitalkanal unter dem Auge, wo die Seitenkanäle ganz vorn lateral, weiter nach hinten median zu dem Hauptkanal münden.

Von ungefähr der ganzen Seitenlinie verlaufen die Seitenkanäle in schräger Richtung nach außen. Sie sind überall ganz kurz.

Aus der linearen Anlage zu den hyomandibularen Spaltpapillen haben sich eine Reihe getrennter Papillenanlagen entwickelt (*hmp*, Fig. Q).

Die ventrale Linie hat sich auf gleiche Weise in eine Reihe getrennter Anlagen aufgelöst (*vp*, Fig. P).

Auf dem Rücken findet man genau so wie bei 30 mm langen Embryonen eine Anzahl getrennter Papillenanlagen, die sich von der 1. Rückenflosse nach vorn in einer schwach gekrümmten Linie nach der Seitenlinie zu hinziehen, d. h. die dorsale Reihe von Spaltpapillen (*dp*) und eine Reihe ähnlicher Bildungen unmittelbar median zu der

1) Fig. R ist schon in einer früheren Arbeit veröffentlicht (Nyt. Mag. Naturv. Kristiania, 1915).

Seitenlinie, d. h. der akzessorischen Seitenlinie, oder, wie ich sie früher benannt habe, die laterale Spaltpapillenlinie (*bp*, Fig. R).

Vor den Ohröffnungen sieht man immer noch die beiden supratemporalen Spaltpapillen, von denen jetzt die hinterste der Medianlinie am nächsten liegt (*stp*, Fig. R).

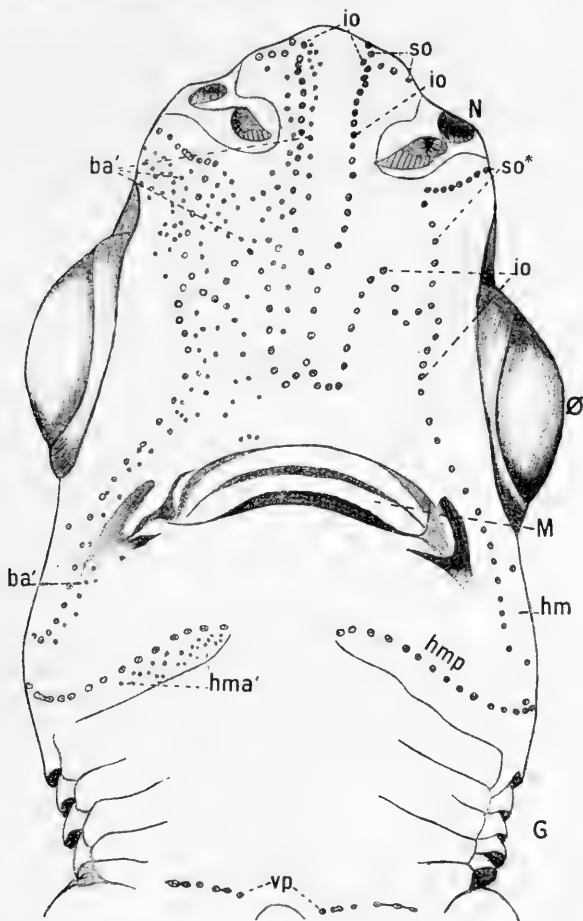


Fig. S.

Kopf eines 110 mm langen *Spinax*-Embryos, Ventralansicht, mit den Poren der Ampullen, Seitenkanälen und Spaltpapillen. 5,5:1.

Bezeichnungen wie vorher.

Was die Sinneslinien und Spaltpapillen anbetrifft, so verändern sich diese topographischen Verhältnisse während der weiteren Entwicklung nicht.

In späteren Embryonalstadien nimmt die Haut stark an Dicke zu, und in dem Maße wie sich die Lederhaut mit ihrem Pigment und ihren Zahnbildungen weiter entwickelt, wird sie sehr bald ganz undurchsichtig. Von den Sinneslinien sieht man dann von außen in der Regel nur die wie kleine runde pigmentfreie Flecke aussehenden Poren. Die Seitenkanäle wachsen weiter, aber nicht mehr, als daß die Porenreihen zu jeder Zeit genau den Verlauf der Kanäle zeigen. Bei ca. 110 mm langen Embryonen nimmt man auf Fig. S—U im Vergleich zu 50—60 mm langen keinerlei Veränderungen wahr.

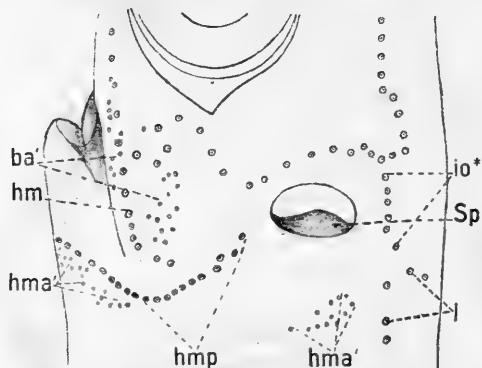


Fig. T.

Die Region zwischen Auge und der 1. Kiemenspalte eines 110 mm langen *Spinax*-Embryos, Profilsansicht. 5,5:1.

Die Spaltpapillen erweisen sich als kleine ovale Bildungen mit ganz schwachen längsverlaufenden Vertiefungen. Die größten und deutlichsten sind die hyomandibularen und ventralen Papillen (Fig. S u. T *hmp*, *vp*). Die Supratemporalpapillen sind ungefähr gleichgroß, und ihre Lage wird bei diesen größeren Embryonen, genau so wie bei den erwachsenen Tieren, durch einen Kreis von Leuchtorganen markiert, die sich rings um jede Papille entwickelt haben. Die Rückenspaltpapillen sind etwas kleiner als die übrigen, sind gleichfalls oval, ihre Längsachse steht senkrecht auf derjenigen des Tieres. Um diese herum sieht man auch schon die Anordnung von Leuchtorganen, die man bei den erwachsenen Tieren wiederfindet.

Die Poren der Ampullenröhren sieht man in allen diesen Stadien auf genau denselben Stellen, wo man bei 30 mm langen Embryonen die jungen Ampullenanlagen gefunden hatte. Median zu dem Supraorbitalkanal (Fig. R u. U) sieht man eine, den Gruppen von jungen Ampullenanlagen auf Fig. K, ganz gleiche langgestreckte

Gruppe von Poren (*soa*), nur mit dem Unterschied, daß die Poren ganz zurück bis zu der Supratemporalcommissur zu verfolgen sind, während die jungen Anlagen bei 30 mm langen Embryonen niemals hinter der Supraorbitalanlage zu sehen waren. — Da, wo man auf Fig. K eine beinahe zusammenhängende Gruppe von Ampullenanlagen auf dem Zungenbeinbogen sah (*hm.a*), sieht man auf Fig. Q—T 2 getrennte Porengruppen (*hm.a'*), eine kleinere Gruppe oben hinter dem Spitzloch und eine größere längliche Gruppe auf der Ventralseite.

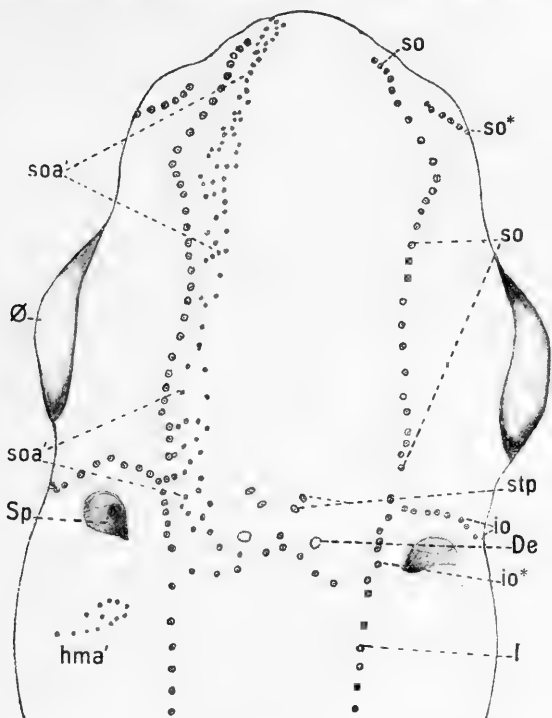


Fig. U.

Kopf eines 110 mm langen *Spinax*-Embryos, Dorsalansicht, mit Poren der Ampullen, Seitenkanälen und Spaltpapillen. 5,5:1.

Bezeichnungen wie vorher.

Auf der Unterseite des Kopfes, wo sonst (auf Fig. K) die jungen Anlagen zu sehen waren, sind jetzt auf Fig. P u. S gleichmäßig zerstreute Ampullenporen sichtbar.

Die Lage der blinden Enden der Ampullenröhren, die nachherigen eigentlichen Ampullen, ist in den entsprechenden Stadien auf Taf. 34, auf Zeichnungen von abgedeckten Hautstücken ge-

zeichnet. Hier sind übrigens auch die Sinneslinien mit genau dem Verlauf eingezeichnet, den man nach der Lage der Seitenkanalporen erwarten könnte.

Fig. 5 u. 6 stammen von einem 47 mm langen Embryo, Fig. 5 aus der Haut der Rückenseite, Fig. 6 der Bauchseite. Auf der linken Seite ist das, was von den dazu gehörigen Nervenzweigen mitgerissen wurde, mit eingezeichnet, auf der rechten Seite sind die Nerven weggenommen.

Die Ampullenanlagen erwiesen sich in diesem Stadium als kurze einfache in dem inneren Ende etwas angeschwollene Röhren. Auf Fig. 6 sieht man rechts median zu dem terminalen Teil des Infraorbitalkanals eine Reihe solcher kurzen Ampullenröhren (Gruppe ba_1), vorne mehrere nebeneinander und die Röhren etwas nach innen und nach hinten gerichtet, hinten nur vereinzelte und die Röhren der Linie parallel nach hinten hinaus gerichtet. Lateral von demselben Stück der Linie zwischen Nasenöffnung, Supraorbitalkanal (so^*) und dem S-geschlungenen Teil der Infraorbitalkanäle sieht man eine Gruppe Ampullenanlagen, deren innere Enden allesamt nach dem Mittelpunkt der Gruppe gerichtet sind (Gruppe ba_2). Die Ampullenröhren zwischen Supraorbitalkanal und Auge (Gruppe ba_3) konvergieren gegen die Mittellinie der Gruppe; zwischen Mund und Infraorbitalkanal wachsen die hintersten, der Sinneslinie parallel, nach vorn, während die in größerer Anzahl vor dem Munde belegenen nach innen auf einen in der Nähe der Medianbucht des Infraorbitalkanals befindlichen Punkt gerichtet sind. In dieser Gruppe (ba_4) sind die Ampullenröhren neben dem Munde bedeutend länger als die davorliegenden. Endlich sieht man die Ampullenanlagen zwischen Hyomandibularkanal und Spritzloch (ba_5) als ziemlich lange Röhren, deren innere Enden sich teilweise über den Infraorbitalkanal erstrecken und hier schwach nach innen gegen die Medianlinie gerichtet sind (hier ist der dazu gehörende Nervenzweig auch auf der rechten Seite eingezeichnet).

Vergleicht man beide Seiten der Zeichnung, so bemerkt man bald, daß diese Gruppierung eine Gruppierung im Verhältnis zu den verschiedenen Nervenbündeln darstellt und daß die Richtung der Ampullenröhren durch die Richtung der ihnen angehörenden feinen Nervenzweige bedingt wird.

Alle diese Ampullen werden von dem Ram. buccalis VII (bu), der sich etwas vor dem Munde plötzlich in viele feine in alle Richtungen ausstrahlende Nervenäste spaltet, versorgt. Nach hinten

wird ein langer Nervenzweig zu den Ampullen der Gruppe ba_5 und mehrere kürzere zu der Gruppe ba_4 ausgesandt. Darauf werden ein paar größere Äste quer über den Supraorbitalkanal zu den Ampullen der Gruppe ba_3 , ein paar Zweige geradeaus zu der Gruppe ba_2 und ein Nervenzweig zu der medianen Ampullenanlage der Gruppe ba_1 ausgesandt. Außerdem sieht man mehrere sich zu den Sinneslinien hinziehende Äste.

Die Lage der Ampullen in bezug auf die Nervenzweige scheint darauf hinzudeuten, daß diese letzteren einen Zug auf die Ampullenröhren in der Richtung nach einem auf der Kopfunterseite zwischen beiden Augen befindlichen Felde ausüben.

Wie ich bereits früher erwähnt habe, sind die Ampullenröhren, deren Poren den größten Abstand von diesem Felde besitzen, nämlich die Ampullen in ba_5 und die zu hinterst belegenen in ba_4 , am längsten. Die Röhrenlänge kann somit keinen Maßstab für das „Alter“ der Ampullen bedeuten, da alle diese Ampullenanlagen sich gleichzeitig herausdifferenziert haben.

Die ventralen Hyomandibularampullen (*hma*) sind ganz unten rechts sichtbar. Ihre Nervenzweige konvergieren in der Richtung gegen den Hyomandibularkanal; die dorsalen Ampullen mit ihren Poren hinter dem Spritzenloch sieht man auf Fig. 5 (Taf. 34); sie wachsen annähernd parallel nach unten zur Ventralseite. Alle diese Ampullenröhren sind ungefähr so lang wie die längsten Buccalisampullen; aber wie aus Fig. 3 ersichtlich, haben sie sich ein bißchen später als diese aus ihrem Ampullenfeld herausdifferenziert; hier findet sich somit noch ein Beweis dafür, daß ein längeres Ampullenrohr nicht vor einem kürzeren angelegt worden zu sein braucht.

Die Ampullenröhren (Fig. 5) sind auf der Rückenseite durchweg länger als auf der Bauchseite. In der Region vor den Augen wachsen sie von dem Supraorbitalkanal nach innen, der Medianlinie zu, und alle die kleinen werdenden Ampullen sind zu beiden Seiten derselben bogenförmig angeordnet. Hinter diesen sind alle Ampullenröhren ungefähr parallel der Medianlinie eingestellt. Alle Röhren wachsen in der Richtung nach vorn, und wenn etwas von den dazu gehörenden Nervenzweigen mitgerissen war, so streckten sich diese weiter vorwärts fort.

Alle diese Ampullen werden vom Ram. ophthalmicus superficialis VII durch einen dicken, sich ungeteilt bis über den Vorderrand des Auges erstreckenden Zweig versorgt.

Hier wird ein Sinneslinienzweig ausgesandt, der sich in zwei

spaltet: einen Zweig für den ventralen Teil des Supraorbitalkanals (*io**) und einen für den vordersten dorsalen Teil des Supraorbitalkanals. Der Rest des Nervenastes geht zu den Ampullen. Mehrere Zweige lassen sich bis zur Gruppe der vorderen Ampullen verfolgen; die Zweige zu den hinteren Ampullengruppen waren durchgerissen.

Im nächsten Stadium (ca. 65 mm langer Embryo Fig. 7) sieht man an den langen Ampullenröhren eine deutliche blasenförmige Anschwellung des inneren Endes, d. h. die Röhren haben sich zu Ampullen und Ausführgängen, allgemein Ampullengänge genannt, differenziert.

Auf Fig. 7 sieht man, daß die hintersten Ampullenröhren auf dem Rücken jetzt beträchtlich nach vorn gewachsen sind. Die vordersten, die im vorigen Stadium in zwei längliche beinahe halbmondförmige Gruppen gesammelt waren, sind etwas weiter nach innen zur Medianlinie gelangt, und die allervordersten Ampullen sind etwas nach hinten gewachsen, so daß die Gruppe eine mehr ovale Form angenommen hat. Auf der linken Seite geht diese gleichmäßig in die Gruppe der hinter ihr liegenden Ampullen über, auf der rechten Seite ist eine deutliche Grenze zwischen der vordersten ovalen und der dahinter folgenden rundlichen Gruppe wahrzunehmen. Auf beiden Seiten sieht man einige „Nachzügler“.

Auf diesem Präparat waren die Nervenverzweigungen bedeutend vollständiger als auf den vorigen. Die feinsten Verzweigungen lassen sich an vielen Stellen in ihrem ganzen Verlauf bis an die einzelnen Ampullen verfolgen, und man sieht deutlich, wie besonders die medianen Ampullen sich den von den Seiten kommenden Nerven zweigen entgegenbiegen. Die Nervenzweige zu den hintersten Ampullen gehen ungefähr gleichzeitig mit den übrigen ab, laufen zunächst ein Stück vorwärts und nach innen zu und darauf mit einer plötzlichen scharfen Biegung nach hinten auf die Ampullen zu (linke Seite).

Ich erwähnte beim vorigen Stadium, daß die Nerven zu den hinteren Ampullen nach vorn gerichtet waren; es ist daher wahrscheinlich, daß sie auch da gleichzeitig mit den anderen Nervenzweigen den Hauptstamm verließen. Das bedeutet jedoch so viel, daß diese Nerven während des 65 mm-Stadiums nicht nur relativ, sondern auch absolut kürzer geworden sind.

Eine ähnliche Nervenverkürzung muß auch bei anderen Ampullen stattfinden, z. B. bei den Ampullen in *ba*₅ und den hintersten

Ampullen in ba_4 (s. Fig. 6). Diese sind bei 65 mm langen Embryonen zusammen mit dem Rest der Ampullen in ba_4 in eine Gruppe ungefähr gerade unter dem Punkt, wo sich der Nerv auf Fig. 6 spaltet, gesammelt, aber dann muß der zu den ba_5 Ampullen um einen Bruchteil seiner früheren Länge verkürzt sein, denn auf Fig. 6 erstreckt er sich nach hinten bis an den hintersten Augenrand.

Die Ampullen in ba_3 sind in diesem Stadium in einen Klumpen gesammelt, der teilweise median zu dem Supraorbitalkanal gelegen ist. Die vordersten Ampullenröhren zu beiden Seiten des Infraorbitalkanals reichen bis hinter die Nasenregion heran; die zentralen Ampullen in ba_3 haben keinen nennenswerten Längenzuwachs erfahren.

Bei 110 mm langen Embryonen findet man im großen und ganzen die bei erwachsenen Tieren herrschenden topographischen Verhältnisse vor. Da ich bei einer früheren Gelegenheit eine ausführliche Darstellung gegeben habe, will ich hier zwecks Abschluß dieses Abschnittes nur in aller Kürze einen Überblick über die endliche Lage der Ampullen liefern und dann noch zum Schluß ganz kurz die Innervation der Hautsinnesorgane besprechen.

Die Ampullen haben sich jetzt in die vier großen, scharf abgegrenzten Gruppen gesammelt, die sogenannten Zentralmassen, die in das nahezu glasklare Bindegewebe eingebettet sind. Alle Rückenampullen sind (Fig. 8) in eine kleine herzförmige Gruppe gesammelt, die in der Vertiefung zwischen beiden Nasenkapseln gerade vor der dritten Hirnblase liegt: die Superficialis-Ophthalmicus-Gruppe (*soa*). Sie liegt dicht unter der Haut, die einzelnen Ampullen unregelmäßig in mehreren Lagen angeordnet. Die Ampullengänge strahlen hiervon nach allen Richtungen zu den Poren median zu den Supraorbitalkanälen aus (*soa'*).

Alle Buccalisampullen sind auf der Kopfunterseite zwischen beiden Augen zu einer mächtigen Gruppe — der Buccalisgruppe (*ba*, Fig. 9) — zusammengetreten. Von dieser strahlen die Ampullengänge in mehrere getrennte Bündel aus. Das auffallendste unter diesen ist dasjenige, das u. a. die langen Ampullengänge zu den Poren beiderseits von Canalis hyomandibularis enthält und das von dem hintersten Rande der Gruppe auf beiden Seiten des Mundes nach hinten und nach außen verläuft. Weiter sieht man ein scharfbegrenztes Bündel zu den Poren zwischen Supraorbitalkanal und Auge hinziehen und endlich eine Anzahl mehr zerstreuter Ampullen-

gänge zu den Poren auf beiden Seiten der Terminalpartie des Infraorbitalkanals.

Bei einem Vergleich zwischen Fig. 6 u. 9 wird man sich leicht vorstellen können, wie die Ampullen von ihren Ursprungspunkten in der Haut allesamt nach innen gewachsen sind ein und demselben zentralen Felde entgegen, längs Bahnen, die nun von Ampullengängen eingenommen sind. In Übereinstimmung hiermit zeigt ein Vergleich zwischen den Textfigg. K—L und S—U, daß die Ampullenporen genau dieselbe Anordnung wie die allerersten punktförmigen Anlagen besitzen.

Die Hyomandibularampullen sind bei diesen großen Embryonen in eine kleine hinter dem Hyomandibularkanal befindliche Gruppe (*hma*) gesammelt, wovon die Ampullengänge in 2 Bündel auslaufen, ein kleineres Bündel nach oben nach der Rückenseite zu der kleinen Porengruppe hinter dem Spritzloch und ein größeres Bündel nach unten zu den Poren hinter den ventralen Hyomandibularampullen.

Aus denselben Fig. 8 u. 9, Taf. 34 ersieht man auch das meiste von der Innervation der Organe.

Die Supraorbitalkanäle und die Ampullengruppen des Rückens werden von dem Ramus ophthalm. superficialis VII versorgt, dessen Hauptzweig (*sof*, Fig. 8) sich beteiligt an der Innervierung von: dem ventralen Abschnitt des Supraorbitalkanals (*so**), dem suprarostralen Teil des Supraorbitalkanals und der ganzen Ampullengruppe. Noch in der Orbita verlaufend findet eine Abspaltung von feinen Nervenästchen zu dem proximalen Teil des Supraorbitalkanals statt; diese werden natürlich beim Abtrennen der Haut zerrissen. Das hinterste Stück des Infraorbitalkanals (*io**) wird von Ram. oticus innerviert, das Stück hinter und unter dem Auge von kleinen sich beim Verlassen der Hirnkapsel von dem Hauptzweig abspaltenden Buccalisästchen; da sie alle zum größten Teil in der Orbitawand verlaufen, folgen sie, wenn man die Haut abzieht, gleichfalls nicht mit. Der Rest des Infraorbitalkanals und die Ampullengruppe der Bauchseite werden von dem großen auf Fig. 9 (*bu*) sichtbaren Buccalialast versorgt. Der Ramus hyomandibularis VII (*hmf*) innerviert die Hyomandibularampullen, die hyomandibularen Spaltpapillen und den Hyomandibularkanal, dessen ihm angehörender Nervenzweig (*hm f'*) sich durch die langen Ampullengängebündel der Buccalisgruppe hindurchdrängt. Die Seitenlinie wird zumeist von dem Ram. lateralis X innerviert, ausgenommen die paar allerersten Organe hinter der Supratemporalcommissur, die von dem gleichfalls die supratemp.

Spaltpapillen versorgenden supratemporalen Zweig des Glosso-pharyngeusganglions innerviert werden. Außerdem werden die ersten paar darauffolgenden Seitenlinienorgane samt Commissur von dem supratemporalen Zweig des 1. Vagusganglions innerviert. Letztgenannter Nervenzweig bleibt neben dem Lateralis als selbständiger Nervenast erhalten; während der Nerv zu der dorsalen Spaltpapillinie jetzt sicherlich als ein Zweig des Lateralisnerven entspringt.

Der Rest der Seitenlinie und die laterale Linie der Spaltpapillen werden von dem Lateralis selbst innerviert.

Vergleiche.

Die Topographie und Innervation der Hautsinnesorgane von erwachsenen *Spinax niger* im Vergleich mit denselben bei anderen Selachiern habe ich in meiner früheren Arbeit ausführlich behandelt, und ich werde mich hier nur damit beschäftigen, was über diese Verhältnisse bei *Spinax*-Embryonen vorliegt, d. h. nur auf MINCKERT's und BROHMER's Arbeiten näher eingehen.

Wie bereits früher erwähnt, benutzt MINCKERT GARMAN's verwickelte Nomenklatur mit einzelnen Modifikationen, indem er sicherlich weder EWART's noch COLE's Arbeiten und deren Prinzipien für die Nomenklatur gekannt hat. MINCKERT liefert Rekonstruktionsbilder von Hautsinnesorganen ca. 45 mm langen Embryonen und meint, dieselben besäßen auch für erwachsene Tiere Gültigkeit. Wie wohl aus meiner Darstellung hervorgegangen ist, entspricht diese Annahme in bezug auf die Ampullen durchaus nicht den Tatsachen.

Die Ausbreitung der Ampullen stellt er im großen und ganzen so dar, wie ich es bei 47 mm langen Embryonen tat, d. h. vergleicht man M.'s und meine Zeichnungen auf Taf. 34, so mußte man, was die Rückenseite anbelangt, M.'s Stadium zwischen meine Stadien von 47 mm und 65 mm versetzen.

Damit wäre aufs neue bewiesen, daß die Länge der Embryonen nun einmal kein zuverlässiger Maßstab für die Entwicklungsstufe der Embryonen ist. Außerdem deutet noch verschiedenes auf seinen Schnittabbildungen darauf hin, daß M.'s 45 mm-Stadium am nächsten ca. 50 mm langen Embryonen meines Materials entspricht.

Ich will zunächst auf einige den Sinneslinienverlauf anbelangende Nichtübereinstimmungen aufmerksam machen. MINCKERT bildet die Supratemporalcommissur als gerade Linie ab und läßt seinen Canalis

ethmoidalis¹⁾ in den Supraorbitalkanal einmünden. Wie ich gezeigt habe, gibt es bei größeren Embryonen keinerlei Verbindung zwischen den beiden Abschnitten des Supraorbitalkanals.

Von den Buccalisampullen ist meine Gruppe ba_5 zwischen Spritzloch und Hyomandibularkanal (= M.'s Can. augularis) seiner Beobachtung entgangen; aber im übrigen bildet er die Ausbreitung und Gruppierung der Ampullen in ziemlicher Übereinstimmung mit meinen Abbildungen ab. MINCKERT scheidet jedoch zwischen „gruppenweis angeordneten“ und „solitären“ Ampullen, was jedoch an und für sich bedeutungslos ist, da die ursprüngliche Gruppeneinteilung bei größeren Embryonen überhaupt ganz verwischt wird. Auf der Rückenseite bildet MINCKERT hinter seinen Can. supraorbitalis keinerlei Ampullen ab.

Wie bereits erwähnt, nimmt man bei ca. 29 mm langen Embryonen weiter nach hinten zu keine Ampullenanlagen wahr, während man bei größeren Embryonen Ampullenporen ganz nach hinten bis an die Supratemporalcommissur vorfindet. Ob es sich tatsächlich um eine Neuanlage von Ampullen nach dem 30 mm-Stadium handelt oder ob die Ursache in einer Dehnung der Haut nach hinten zu während des weiteren Wachstums zu suchen wäre, habe ich nicht feststellen können; ich neige jedoch am meisten dazu, die letzte Annahme für die wahrscheinlichste zu halten.

Weiter macht MINCKERT eine ziemlich eingehende Bemerkung über einige Veränderungen der Sinneslinien-topographie, die in späteren Embryonalstadien eintreten sollen. Er erwähnt u. a. die Bildung eines Can. hyomandibularis und verschiedene Veränderungen an der Schnauzenspitze. Sie stimmen nicht überein mit meinen Beobachtungen, ich kann aber hier nicht näher auf sie eingehen, da ich sie schon in meiner früheren Arbeit besprochen habe.

BROHMER ging in seiner Darstellung der topographischen Verhältnisse bei 36 und 45 mm langen Embryonen allein von dem Studium der Oberfläche aus und hat sich daher einiger falscher Schlußfolgerungen schuldig gemacht.

Es hängt nämlich außerordentlich von der Fixierung ab, wieviel man überhaupt äußerlich an Embryonen wahrnehmen kann. Fixiert man in Lösungen, die die Tendenz besitzen, die Haut vom Bindegewebe loszulösen, wie z. B. Chromsäuremischungen, so sind die An-

1) M. bezeichnet den ventralen Teil des Supraorbitalkanals als Can. infrarostralis + Can. ethmoidalis.

lagen zu den Hautsinnesorganen nach dem Fixieren sehr deutlich zu sehen, während sie nach dem Fixieren in verschiedenen Formalinmischungen z. B. nur äußerst schwierig von außen unterschieden werden können. Um aus dem Oberflächenstudium allein sichere Schlüsse schließen zu können, muß man dazu fürs erste über ein sehr großes Material verfügen, das außerdem mit Rücksicht darauf konserviert war, sonst geschieht es leicht, daß man, wie z. B. BROHMER es tut, Dinge, die schon vorher existiert haben, aber rein äußerlich gerade an dem von ihm untersuchten Embryo nicht wahrnehmbar waren, als eine Neuanlage deutet.

BROHMER korrigiert den Verlauf von MINCKERT's Can. angularis (= meinem Can. hyomandibularis), indem er ihn bei 36 mm langen Embryonen in einen sich abwärts auf die Bauchseite vor den mandibularen Ampullen erstreckenden Bogen verlängert und bei 45 mm langen Embryo hierzu noch einen dorsalwärts zum Spritzloch gerichteten Zweig hinzufügt, also ungefähr die Verhältnisse anführt die sich nach MINCKERT's Meinung bei erwachsenen Individuen entwickeln.

Gleich MINCKERT läßt auch BROHMER den Can. ethmoidalis über dem Vorderrande des Auges in den Supraorbitalkanal einmünden und macht außerdem mit Recht darauf aufmerksam, daß die Nackencommissur des Can. occipitalis zwischen beiden Ohrenöffnungen in eine Spitze ausläuft und daß die Amp. mandibulares spiraculares (d. h. die Ampullen des Zungenbeinbogens) weiter zurückliegen, als MINCKERT sie gezeichnet hat.

So entdeckt B. ein ganz neues, von ihm Can. ventrolateralis benanntes Kanalstück, das von der Seitenlinie ausgeht und sich in gerader Richtung abwärts vor die Brustflosse und auf der Bauchseite nach innen zu dem Nabelstrang hinziehen soll. Bei 36 mm langen Embryonen war nur das dorsale Stück von der Seitenlinie bis zu der Brustflosse, bei 45 mm langen Embryonen auch das ventrale Stück angelegt. In bezug auf diese Sinneslinie kann ich den Aufschluß geben, daß das dorsale Stück ein Teil des durch die Haut durchschimmernden Schultergürtels ist, während das ventrale Stück die Anlage zu der übrigens schon bei 29 mm langen Embryonen angelegten ventralen Spaltpapillenlinie ist.

BROHMER hat somit sowohl die hyomandibulare als auch die ventrale Spaltpapillenlinie gesehen, hat sie aber als Sinneslinienanlage gedeutet, ungeachtet dessen, daß Sinneslinie und Spaltpapillen bei 45 mm langen Embryonen deutlich jede für sich ihre Entwick-

lungsrichtung eingeschlagen haben. Außerdem hat BROHMER auch die dorsale Linie der Spaltpapillen und die vordersten Organe der lateralen Linie, von ihm unter der Benennung „Reihe der dorsalen Sinnesknospen“ abgebildet, gesehen. Bei 36 mm langen Embryonen zeichnet er sie in völliger Übereinstimmung mit ihrer wirklichen Verbreitung, nur mit dem Unterschiede, daß er sie symmetrisch zur Medianlinie anordnet; aber bei 45 mm langen Embryonen liegen sie so dicht hintereinander, wie ich das noch bei keinem anderen Individuum gesehen habe.

BROHMER meint, daß bis hinauf zu der Länge von 45 mm ständig eine Neubildung von Ampullen stattfindet. Bei Embryonen von 36 mm, wo die Ampullenanlagen noch nicht über das Hautverdickungsstadium hinausgekommen sind, bildet er sie in Übereinstimmung mit den wirklichen Verhältnissen ab, d. h. von den Superficialis-Ophthalmicus-Ampullen hat er längst nicht alle wahrgenommen, übersieht außerdem auch die Ampullengruppe ventral von dem Spritzloch, bildet andererseits einige neu aufgefundene Ampullen gerade vor seinem Can. ethmoidalis ab und nennt sie *Ampullae ethmoidales*.

Diese bogenförmige Ampullengruppe ist indessen zweifellos der richtige Verlauf seines Can. ethmoidalis.

Bei 45 mm langen Embryonen, wo alle Ampullenanlagen, wie meine Untersuchungen ergaben, kurze Röhren sind, die sich in das Bindegewebe hinein erstrecken und von denen von außen nur die Poren sichtbar sind, bildet er keine Poren, sondern einige neu angelegte Ampullen ab, nämlich die erwähnten Ampullen ventral von dem Spritzloch, die ich schon bei 29 mm langen Embryonen angelegt gefunden habe. Außerdem bildet er einige Ampullen ab, die auf dem Rücken in der nach außen gerichteten Bucht des Supraorbitalkanals vor dem Auge liegen; diese müssen indessen auch bei seinen 36 mm langen Embryonen vorhanden gewesen sein.

Vermutlich hat dieser 45 mm lange Embryo sich im ganzen besser zum Oberflächenstudium geeignet als der 36 mm lange. Alles was BROHMER am 45 mm-Individuum als Neuanlage bezeichnete, muß meiner Erfahrung nach schon auch bei dem 36 mm langen Individuum existiert haben.

Wie sich von selbst versteht, benutzt BROHMER dieselben Benennungen wie MINCKERT. Wie ich schon früher hervorgehoben habe, liegt meiner Meinung nach kein Grund vor, sich aller dieser Namen zu bedienen. Sollte indessen irgend ein Liniestück aus den 4 angenommenen Hauptabschnitten ausgeschaltet werden, so müßte

das das Oticusstück (*io**) des Infraorbitalkanals¹⁾ sein, da es ja eigentlich eine den Supra- und -Infraorbitalkanälen gleichgestellte Anlage ist, — weiterhin das von dem Supraorbitalkanal losgelöste Stück (*so**)²⁾, auf das die Bezeichnung „supraorbitalis“ sehr wenig paßt, da die Linie vor und unter dem Auge verläuft. Endlich die Supratemporalcommissur der Seitenlinie, die ja eigentlich nicht vom Lateralis innerviert wird.

Was die neuere Auffassung, daß die Sinnesliniennerven einem gemeinsamen Hirnzentrum entspringen, anbelangt, so kann ich auch nur auf meine frühere Arbeit hinweisen.

ALLIS erwähnt in seiner Arbeit über *Mustelus* von 1902, daß er an mehreren Stellen diejenigen Ampullenanlagen in derselben Anordnung angetroffen habe wie bei den voll entwickelten Individuen die Ampullenporen und stellt auf Grund dessen die Vermutung auf: „that it must be the pore in the adult, and not the ampulla, that indicates the place of origin of the structure“. Über das Wachstum der Ampullengänge äußert er an einer anderen Stelle: „The long ampullary tube, that is found in the latter embryo (122 mm) must then be formed by an exceedingly rapid growth of the short process of the younger one (55 mm), that process being so to speak stretched out into a long tube between the fixed point represented by its surface opening and another relatively fixed one, represented by the point, where the sensory nerve enters the process. The tube apparently offers less resistance to this stretching process than the nerve does.“

Diese, durch meine jetzigen Untersuchungen vollauf bestätigte Tatsache, daß die Poren der Ampullenröhren den Punkt repräsentieren, wo sich die erste Anlage zeigte, dieses Verhalten, das ich während der ganzen Zeit für die einzige denkbare Entwicklungsweise hielt, stellt also ALLIS als einen neuen Gedanken hin. Ich habe sonst in der Literatur keinerlei diesbezügliche Mitteilungen gefunden. Es ist daher leicht möglich, daß diejenigen, die sich früher mit der Entwicklung der Ampullen beschäftigt haben, keinen klaren Einblick in diese Verhältnisse gewonnen hätten.

1) = GARMAN's „occipital“; MINCKERT hat keine spezielle Bezeichnung für dieses Stück.

2) = MINCKERT's „Can. ethmoidalis + infrarostralis“.

Morphologie.

Sinneslinien bei bis zu 60 mm langen Embryonen.

Bereits BALFOUR stellte fest, daß nur die innerste Zellschicht des Ectoderms an der Bildung der Sinneslinienanlagen beteiligt sei. Das ist nachher von den meisten, die sich mit den frühesten Entwicklungsstadien der Organe beschäftigt haben, wie z. B. DOHRN (1891) und ALLIS (1902), bestätigt worden. DOHRN betont ferner, daß sie sich herausdifferenzieren auf Stadien, wo die Haut zweischichtig ist.

Meine Beobachtungen über die jungen Organanlagen bei 20—30 mm langen Embryonen stimmen im großen und ganzen mit diesen Resultaten überein. Die linearen Anlagen bestehen aus sich von den inneren kubischen Zellschichten scharf abhebenden Cylinderzellen. Vom Anfang an und in ihrer Zuwachszone sind sie von dem äußeren Plattenepithel überdeckt, das während der weiteren Entwicklung sich ablöst und nachträglich über der Verdickung durchbrochen wird. Bei ca. 28 mm langen Embryonen sieht man auf Querschnitten die Sinneslinienanlagen aus gleichartigen typisch konzentrisch angeordneten Cylinderzellen bestehend. Die dazu gehörende Nervenanlage hat sich von der Verdickung abgelöst und ist in das Bindegewebe eingesunken, verläuft hier aber parallel mit der Linienanlage und sendet mit Zwischenräumen kleine Nervenzweige in dieselbe hinüber.

Beim Durchgehen einer Schnittserie durch solch eine Anlage zeigte es sich, daß die Anordnung der Zellen auf Schnitten zwischen den Nervenzweigen eine augenscheinlich ziemlich unregelmäßige war, während man die Cylinderzellen geradeaus vor den kleinen Nervenzweigen regelmäßig konzentrisch angeordnet fand. Die Erklärung hierzu liegt in der gruppenweisen Konvergenz der Zellen der Sinneslinienanlage nach einem geradeaus vor den Nervenzweigen befindlichen Punkt hin.

Man kann in diesem Stadium noch nicht von einer beginnenden Differenzierung der späteren Sinnesorgane reden; alle Zellen der Anlage sind nämlich augenscheinlich noch immer gleichwertig, diese Gruppierung deutet nur das nachherige Innervationsgebiet der einzelnen Nervenzweige an.

Bei der folgenden Beschreibung der Sinneslinienentwicklung während dieses Stadiums und weiterhin sind ungefähr alle Illustrationen nach Schnitten durch den Endteil des bauchständigen Infraorbital-

kanals zwischen Nasen- und Ohrenregion angefertigt. Ich will zugleich darauf aufmerksam machen, daß die Sinneslinien von anderen Körperregionen desselben Individuums weiter differenziert sein können, als diese Bilder zeigen.

Bei Embryonen von 36 mm findet man die Sinneslinienanlagen als kompakte leistenförmige Wülste auf der inneren Ectodermfläche. Das undifferenzierte Ectoderm besteht immer noch aus zwei Zellschichten, einer kubischen und einer Plattenepithelschicht; aber die Sinneslinienanlagen bestehen nicht mehr aus gleichartigen Cylinderzellen. Fig. 1 u. 2, Taf. 36 stellen Schnitte durch den Infraorbitalkanal eines 36 mm langen Embryos dar. Auf Fig. 1, einem Schnitt aus der Region, wo ein kleiner Nervenzweig gerade in die Verdickung übergeht, sieht man eine kleine, aber doch sehr deutliche grubenförmige Einsenkung der Oberfläche.

Mitten in der Verdickung sieht man eine Gruppe länglicher deutlich knospenförmig angeordneter von der Oberfläche bis zur Verdickungsbasis reichender Zellen. Zu beiden Seiten dieser sich scharf abhebenden Zentralpartie besteht die Verdickung aus 2 Schichten weniger differenzierter Zellen. Besonders auf der rechten Seite der Fig. 1 tritt diese doppelschichtige Anordnung deutlich hervor. Man sieht hier der Basalmembran entlang eine Reihe niedrigerer Cylinderzellen, die in die gewöhnliche innere kubische Ectodermsschicht allmählich übergehen außerhalb dieser mehr längliche Zellen, deren Kerne sich nach den beiden Seiten zu in immer stärkerem Grade parallel der Oberfläche einstellen und zuletzt anscheinend in das gewöhnliche äußere Pflasterepithel übergehen.

Auf den folgenden Schnitten wird die grubenförmige Einsenkung rasch schmaler und mehr spaltförmig; hierunter stellen sich die letztgenannten Zellen senkrecht zur Spalte ein und schließen sich endlich über dem zentralen Kern vollständig zusammen. Derselbe ist, sich deutlich von den übrigen Zellen abhebend, noch auf einigen Schnitten sichtbar, bis man schließlich in der Region mitten zwischen 2 Nervenästen ein Fig. 2¹⁾ entsprechendes Bild erhält, wo die dunkle Zellengruppe an der Verdickungsbasis einen Schnitt durch die Spitze einer solchen knospenförmigen Zellengruppe darstellt. Nach außen hin ist sie von einer Lage langgestreckter Zellelemente überdeckt. An der Oberfläche findet man das gewöhnliche Plattenepithel.

1) Diese und die nachfolgenden Figuren sind alle auf Taf. 36 abgebildet.

In der gleichartigen Ectodermverdickung des vorigen Stadiums haben sich also jetzt bereits ziemlich große Veränderungen vollzogen.

Im nächsten Stadium, Embryo von ca. 40 mm, hat sich die grubenförmige Einsenkung zu einem kurzen durch einen ganz engen Porus (Fig. 3) auf der Oberfläche mündenden Kanal entwickelt. In diesem kurzen Kanal kann man bereits einen äußeren engeren und einen weiteren inneren Teil unterscheiden. Mitten in der Verdickung an dem blinden Ende dieses kleinen Kanals sieht man eine ähnliche knospenförmige Zellengruppe wie im vorigen Stadium, d. h. innerhalb dieser Zellengruppe hat die Bildung einer zentralen Partie begonnen, wo die Zellen vom Kanal bis zu der Basis reichen, und eine periphere Partie, die das innerste des erweiterten Kanalendes umschließen und wo die Zellen nur die halbe Höhe der Verdickung einnehmen. Alle diese Zellen besitzen eine ausgesprochen knospenförmige Anordnung und nehmen den mittelsten Teil der Anlage ein.

Um diesen herum sieht man immer noch auf beiden Seiten eine Lage niedriger, aber ziemlich großer, allmählich in die kubische Ectodermzellenschicht übergelender Cylinderzellen längs der Basalmembran und außerhalb an dem äußeren engen Abschnitte des kleinen Kanals schmale Cylinderzellen.

In der knospenförmigen Zellengruppe sieht man auf diesem Stadium einige mehr rundlich geformte Kerne, die sich näher der Oberfläche einstellen als die übrigen langen dünnen und vermutlich Zellen angehören, deren innere Enden im Begriff stehen, sich von der Basis der Zellengruppe zu entfernen. Im Bindegewebe gerade darunter ist der Querschnitt durch den kleinen Nerven zu sehen.

Der dunkle, den äußeren schmalen Teil des Kanals scheinbar ausfüllende Faden ist eine kleine Secretansammlung, die durch DELAFIELD's Hämatoxylin intensiv blaugefärbt wird und von irgendwelchen Zellen der Sinneslinienanlage herkommen muß.

Die äußere schmale Kanalpartie ist nur auf 1—2 Schnitten ($7,5 \mu$ dick), der Porus meist auf einem Schnitte sichtbar. Der innere weite Teil dehnt sich nach beiden Seiten etwas weiter aus.

Fig. 4, der 7. Schnitt vor Fig. 3, hat anscheinend die knospenförmige Zellengruppe nahe an der Peripherie getroffen. Diese ist nach außen zu von einer kompakten Lage unregelmäßig angeordneter Zellen bedeckt. Längs den Seiten der Ectodermleiste sieht man wie vorher die kurzen Cylinderzellen. Auf den folgenden Schnitten wird die Leiste, wo sie mit dem übrigen Ectoderm zusammenhängt, deutlich schmaler, und auf Fig. 5 (5 Schnitte nach Fig. 4) löst sie sich

völlig von demselben los. Hier haben wir somit einen kompakten, durch eine ganz schmale Spalte von dem undifferenzierten äußeren Ectoderm getrennten Zellenstrang.

Anfangs war ich stark geneigt diese Spalte für ein Kunstprodukt zu halten; aber da sich genau dasselbe Bild immer wieder in der Region zwischen zweien von den kleinen Kanälen wiederholte, war es klar, daß es sich hier um den 1. Schritt zur Loslösung der Sinneslinienanlage von der Epidermis handelte.

An vielen Stellen, auch auf Fig. 5, haben die Kerne des Bindegewebes sich bereits in die Spalte hineingezogen. Die Spalte ist in der Regel auf 5—6 aufeinanderfolgenden Schnitten sichtbar.

Von der Innenseite abgelöster Hautstücke betrachtet, bilden die Sinneslinienanlagen auch in diesem Stadium deutlich hervortretende kompakte leistenförmige Vorsprünge des Ectoderms, nur daß sie in diesem Stadium noch etwas weiter in das Bindegewebe hineinreichen als im vorigen Stadium. Indessen führt also nun bei jedem Nervenzweig ein deutliches kurzes Seitenröhrchen durch die Leiste hindurch nach außen. Bei dessen innerem etwas erweitertem Ende findet man die charakteristische knospenförmige Gruppe aus langgestreckten Zellelementen bestehend. In dem zentralen Teil dieser Zellengruppe bemerkt man eine beginnende Herausbildung der kürzeren nachträglich in die birnförmigen Sinneszellen übergehenden Zellelemente und kann daher nun anfangen von Sinnesorganen zu reden. Gleichzeitig ist eine beginnende Secretion wahrzunehmen. Die Ectodermleiste ist in der Region mitten zwischen zwei Sinnesorganen auf eine ganz kurze Strecke von der Epidermis losgelöst.

Diese Loslösung des Zellenstranges vom äußeren Ectoderm schreitet nun während des weiteren Wachstums der Embryonen rasch vorwärts. Wie aus Fig. 5 hervorgeht, beginnt sie stets an dem undifferenzierten Teil der Ectodermleiste, und indem diese in das Bindegewebe einzusinken beginnt, zieht sie einen immer größeren Teil der übrigen Verdickung mit. Die Verbindung wird nur durch die einzelnen Seitenkanalanlagen beibehalten. Diese wachsen währenddessen zu dünnen Ectodermröhren aus, durch deren Hohlräume die jungen Sinnesorgane die ganze Zeit mit der Oberfläche in Verbindung stehen. Unterdessen bahnt sich auch der sogenannte „innere erweiterte Teil“ des Seitenkanalhohlraums allmählich einen Weg durch den kompakten Zellenstrang zu beiden Seiten, so daß dieser in unmittelbarer Nähe der Sinnesorgane zu einem röhrenförmigen Kanal wird.

An 53 mm Embryonen sind die Sinneslinienanlagen ziemlich tief in das Bindegewebe eingesunken und die Seitenröhrchen dadurch ziemlich lang geworden. Fig. 6—8 zeigen Schnitte hiervon durch entsprechende Regionen wie Fig. 3—5 bei 40 mm langen Embryonen. Auf Fig. 8 sieht man die Anlage immer noch als kompakten Zellenstrang; aber solche Bilder findet man bloß auf 4—5 aufeinanderfolgenden Schnitten (ca. 30—35 μ) von Regionen mitten zwischen zwei Seitenröhrchen. Sonst ist die Sinneslinie in einen röhrenförmigen Kanal umgewandelt, wie Fig. 7 zeigt; auf Fig. 6 erblickt man endlich den langen schmalen Seitenkanal, durch den der Hauptkanal mit der Oberfläche in Verbindung steht.

Auf Fig. 7 sieht man, daß der Querschnitt des Rohres einigermaßen rund ist. Der innere Hohlraum bildet in die innere Wand oder den Boden eine deutliche Einsenkung, so daß das die Mitte desselben bildende Sinnesorgan eine ausgeprägt konkave Oberfläche erhält. In dem Sinnesorgan bemerkt man jetzt ganz deutlich eine Differenzierung der Zellen in knospenförmig angeordnete lange dünne von der Oberfläche bis zu der Basalmembran hin reichende Zellen (*stc*) und kürzere mehr birnförmige Zellen (*sac*), die nur von der Oberfläche bis zu den basal belegenen Kernen der hohen Zellen reichen. Es sind dies bzw. die späteren Stützzellen und Sinneszellen.

Zu beiden Seiten dieser eigentlichen Sinnesknospe sieht man einige ähnliche langgestreckte Zellen, die gemeinsam mit der Sinnesknospe eine schalenförmige Zellengruppe auf dem Kanalboden bilden. Diese Zellengruppe ist sehr scharf gegen die übrigen Zellen abgesetzt.

Das Dach des Kanals wird von zwei Schichten kubischer Zellen gebildet, wovon die der äußersten oder tieferen Schicht etwas höher sind und sich seitlich nach dem Boden zu bis an die Basis der Sinnesknospe fortsetzen. Auf Fig. 6 sieht man, daß diese beiden Zellschichten in das zweischichtige Seitenkanalepithel übergehen und daß die Zellen der tieferen Lage in die kubischen Zellen des inneren Ectodermblattes übergehen. Von den Zellen, die an den Hohlraum des Seitenkanals grenzen, ragen eigentümliche Cytoplasmakuppeln in den Hohlraum hinein. Das scheint darauf zu deuten, daß es diese Zellen sind, die das nun in den Kanälen in reichlichen Mengen angesammelte Secret absondern.

Der endliche Durchbruch zwischen den verschiedenen „Hohlraumgebieten“ der Seitenkanäle geschieht nun baldigst, und bei ca. 60 mm Embryonen erstreckt sich durch alle Abschnitte der Sinneslinien-

anlagen ein zusammenhängender Hohlraum, jedenfalls bei denjenigen der Kopfgregion.

Aus den Sinneslinienanlagen haben sich somit röhrenförmige Kanäle entwickelt, die, parallel zu der Hautoberfläche, im Bindegewebe verlaufen und durch kurze Seitenröhrchen mit derselben in Verbindung stehen.

Die Sinnesorgane liegen längs einer grubenförmigen Einsenkung des Kanalbodens angeordnet.

Die Seitenröhrchen sind mit einem zweischichtigen Epithel ausgekleidet. Die innere Schicht ist deutlich secernierend.

In der Region mitten zwischen 2 Seitenkanälen, wo der Hohlraum zuletzt durchbrochen wurde, ist die Zellenanordnung eine ganz unregelmäßige.

Auf Fig. 6 kann man eine deutlich dichtere Ansammlung von Bindegewebskernen um die Epithelröhre herum wahrnehmen. Dies ist die erste Andeutung der späteren Bindegewebescheide. Bereits auf Fig. 1 u. 2 kann man übrigens eine dichtere Kernansammlung, jedenfalls an der Basis der Ectodermleiste, wahrnehmen. Sie erhält sich auf Fig. 3—5 ungefähr unverändert.

Vergleiche.

Beim Studium der Figg. 1—5, Taf. 36 kann man sich eigentlich leicht erklären, wie die beiden Theorien über die Lumenbildung der Sinneslinie entstehen konnten.

Derjenige, der nur Bilder wie Fig. 1 u. 3 gesehen hat, muß nämlich unbedingt zu dem Resultat gelangen, daß in der ursprünglichen Verdickung zuerst eine rinnenförmige Vertiefung (Fig. 1) entsteht, über der sich die Kanten während der weiteren Entwicklung zusammenschließen (Fig. 3). Ein anderer dagegen, der überwiegend Bilder wie Fig. 2, 4 u. 5 gesehen hat, mußte ebenso fest behaupten, daß die leistenförmig vorspringende Ectodermverdickung sich in Form eines kompakten Zellenstranges löst. Die spätere Lumenbildung müßte dann, in Übereinstimmung mit BALFOUR's Ansicht, als eine Art Deliszenzprozeß vor sich gegangen sein.

Wie aus meiner Beschreibung zu ersehen ist, liegt die Wahrheit, jedenfalls was *Spinax niger* angeht, eigentlich mitten dazwischen.

Nach den Anschauungen der früheren Verfasser sollen die Seitenkanäle später von der eingesenkten Kanalanlage nach außen bis an die Oberfläche gewachsen sein, von Beginn an als kompakte

Zellenstränge, durch welche der Hohlraum des Hauptkanals allmählich durchgedrungen sei (ALLIS, KLINKHARDT).

Wie ich bereits früher betont habe, ist indessen die Seitenkanalanlage auf allen ihren Entwicklungsstufen hohl. Das erste Zeichen eines Seitenkanals ist eine grubenförmige Einsenkung (Fig. 1). Diese wächst dann zu einer kolbenförmigen Röhre heran (Fig. 3). Und von diesem Seitenröhrchen drängt sich der Hohlraum durch die kompakte Anlage des späteren Hauptkanals hindurch.

Wie ich schon früher erwähnt habe, ist der Porus des Seitenkanals (Fig. 3) so eng, daß man sie nur auf einem $7,5\ \mu$ dicken Schnitte wahrnehmen kann. Arbeitet man daher mit dickeren Schnitten, z. B. mit $10\ \mu$, so kann man leicht riskieren, ihrer überhaupt nicht ansichtig zu werden, und vielleicht kann man dann auch den äußeren engen Abschnitt des Seitenkanals nicht sehen. Vermutlich ist dies die Erklärung dafür, daß sowohl ALLIS als auch KLINKHARDT sich dieses Irrtums schuldig gemacht haben.

Die schließliche Gestaltung der Sinneslinien
bei ca. 70 mm und noch größeren Embryonen.

Bei 53 mm langen Embryonen waren die Sinneslinien einfache Epithelröhren, die im Querschnitt einigermaßen zirkelförmige Umrisse besaßen und an denen keine sonderlich scharfe Grenze zwischen Boden und Dach wahrzunehmen war.

An etwas älteren, 73 mm langen Embryonen ist der Boden deutlich abgeplattet und vom übrigen Epithel scharf abgesetzt, indem sich auf beiden Seiten deutliche schmale Vertiefungen gebildet haben, die das hohe Epithel der Sinnesorganregion von dem undifferenzierten, zweischichtigen Epithel der Kanalseiten trennen.

Bald beginnt die zentrale Partie des Bodens sich aufwärts in den Hohlraum auszubuchten, so daß bei 83 mm langen Embryonen die Sinnesknospe auf der Spitze einer niedrigen Papille angetroffen wird (Fig. 1 u. 2)¹⁾, deren Inneres auf diesen 2 Figuren annähernd durch den Querschnitt des dazu gehörenden Nervenzweiges ausgefüllt wird.

Die Mitte der Sinnesknospe (Fig. 2) wird von einer Gruppe von kurzen birnförmigen Sinneszellen mit runden Kernen gebildet, 2—3 in der Breite. Diese werden von knospenförmig angeordneten, langgestreckten Stützzellen mit hohen basalbelegenen Kernen um-

1) Diese und die nächstfolgenden Figuren auf Taf. 37.

geben. Ähnliche Kerne sieht man auch unter den Sinneszellen, und die dazu gehörenden Zellen setzen sich wahrscheinlich zwischen diesen als ganz dünne Stränge nach außen fort.

Zu beiden Seiten der Sinnesknospe wird die oberflächliche Schicht aus hohen Cylinderzellen gebildet, die den Stützzellen sehr ähnlich sind und allmählich in diese übergehen. Unter diesen Cylinderzellen, der Basalmembran entlang, sieht man eine Reihe von nahezu kubischen Zellen, die nach den Seiten zu und in den Seitenkanälen mehr cylinderförmig werden und an der Seitenkanalmündung in die innerste Epidermisschicht übergehen.

Die äußerste Zellschicht der Seitenkanäle bilden kubische Zellen, deren Cytoplasma genau wie bei 53 mm langen Embryonen (Fig. 6, Taf. 36) kuppelförmig in den Hohlraum hineinragt. Bei dem Hauptkanal gehen diese Zellen gleichmäßig in das kubische Epithel des Kanaldaches und der Seitenwände über.

Folgt man nun einer Querschnittserie von einer Region ausgehend wie Fig. 1 u. 2, Taf. 37, wo ein Seitenröhrchen und ein Nervenzweig gleichzeitig getroffen werden, d. h. von der Mitte eines Sinnesorgans, so wird man sehen, daß die Kontur des Hohlraumes ungefähr unverändert bleibt, man hat also hier einen kontinuierlichen Vorsprung im Boden der Sinneslinie. Und die bei 53 mm langen Embryonen nach der längsverlaufenden Einsenkung des Bodens angeordneten Sinnesknospen befinden sich nun auf einer leistenförmigen Erhöhung, die sich vom Boden in den Kanalhohlraum erhebt und die ich in einer früheren Arbeit „die Sinnesleiste“ genannt habe.

In den zwischen 2 Seitenröhrchen belegenen Abschnitten bemerkt man noch immer eine etwas unregelmäßige Anordnung der Zellen der Sinnesknospe, was darauf hindeutet, daß die einzelnen Sinnesknospen durch schmale Partien undifferenzierten Epithels getrennt sind.

Im Bindegewebe 83 mm lange Embryonen haben sich ziemlich viele Veränderungen vollzogen. Fürs erste hat sich eine deutliche Lederhaut, in der man bereits eine äußere und innere Lage unterscheiden und wo man eine ziemlich starke Pigmentbildung an der Basis der jetzt 3—4 Zellenlagen hohen Epidermis sehen kann, herausdifferenziert. Die Hauptkanäle der Sinneslinie liegen in dem lockeren subcutanen Bindegewebe. Bereits bei Embryonen von 53 mm Länge war eine dichtere Ansammlung von Bindegewebskernen rings um die Kanäle angedeutet. Ansammlungen dieser Art treten nun sehr deutlich zum Vorschein, und wie aus

Fig. 1 hervorgeht, sammeln sie sich am dichtesten in einer Zone in einer gewissen kleineren Entfernung von dem Kanalepithel an, so daß zwischen diesem Ring von dichtgedrängten Bindegewebskernen und dem Epithelrohr eine Schicht lockeren Bindegewebes, das sich nicht an der Bildung der Scheide beteiligt, übrig bleibt.

In den beiden letzten Stadien, Embryonen von 110 und 130 mm (Fig. 3—6), hat die Haut alles in allem ihre endliche Ausgestaltung erreicht. Die Epidermis besteht aus 5—6 Zellschichten mit zahlreichen LEYDIG'schen Zellen und an der Basis mit vielen Leuchtorganen, die sich in die Lederhaut hinein erstrecken. Die äußere netzförmige fibrilläre Lage der Lederhaut war auf diesen Präparaten mit DELAFIELD's Hämatoxylin blau gefärbt und dadurch von der inneren parallel-fibrösen Schicht, die mehr von Eosin gefärbt war, deutlich zu unterscheiden.

Fig. 3 u. 4 sind Querschnitte durch die Sinneslinie eines 110 mm langen Embryos. Man sieht hier eigentlich keine weitere ins Auge fallende Differenzierung des Sinneslinienepithels. Die Kanäle sind ziemlich flach geworden, so daß der Sinneslinienboden mit seinen charakteristischen Zellelementen einen verhältnismäßig größeren Teil der Epithelröhre einnimmt; außerdem ragt die Sinnesleiste weiter in den Kanalhohlraum hinein. Das undifferenzierte Epithel der Seitenwände und des Daches des Kanals ist immer noch zweischichtig. Um den Hohlraum herum kommt zunächst eine Lage dichtgedrängter kubischer Zellen, die am Dach stark abgeplattet sind, die tiefere Lage bilden kubische Zellen, die aber auf den Seiten mehr unregelmäßig angeordnet sind und teilweise durch kleine Interzellularräume getrennt sind.

Die Cylinderzellen des Kanalbodens bilden in der Regel mehrere zungenförmige Vorsprünge, die in den Hohlraum hineinragen. Unter diesen, der Basalmembran entlang, sieht man jetzt eine Reihe großer heller Zellen mit runden Kernen, die teils eine einigermaßen vier-eckige Form besitzen, teils sich aufwärts zwischen die Cylinderzellen hineinschieben; an mehreren Stellen, wie zwischen den zungenförmigen Vorsprüngen, können sie die Oberfläche vollständig erreichen. Hier und da fallen zwischen diesen großen Zellen einige kleinere, teils kegelförmige, teils ganz kleine schmale Zellen auf. Die Zellen der äußeren Schicht der Seitenkanäle ragen, wie schon vorher, kuppelförmig in den Hohlraum hinein. In den Kanälen ist jetzt eine ziemlich große Menge Secret sichtbar; es liegt zum Teil wie eine Decke

über der Sinnespapille (Fig. 4), zum Teil auch sonst hier und da in den Haupt- und Seitenkanälen.

Die Bindegewebescheide ist gleichfalls deutlich plattgedrückt. Zwischen der faserigen Scheide und dem Epithelkanal sieht man auch jetzt eine Lage von lockerem Bindegewebe, in dem Blutgefäße verlaufen; in der Sinnesleiste sieht man besonders häufig Querschnitte durch Gefäße, aber auch sonst oben an den Kanalseitenwänden (Fig. 4).

Bei 130 mm langen Individuen besitzen die Sinneslinien im großen und ganzen dasselbe Aussehen wie bei erwachsenen Tieren.

Auf Fig. 5 sieht man einen flachgedrückten Kanal, dessen Hohlraum erstens von der hohen Sinnesleiste, außerdem von einer Reihe anderer Falten und Leisten beinahe ausgefüllt wird.

Die oberflächlichen Cylinderzellen bilden längs dem Kanalboden eine Reihe zungenförmiger, zum Teil ziemlich hoch in den Hohlraum hineinragende Vorsprünge. Die Zellen der Leisten sind teils parallel, teils fächerförmig angeordnet. Außerdem beschreibt auch an beiden Seiten das undifferenzierte Epithel, bevor es in das dünne zweischichtige Dach übergeht, eine große Bucht in den Hohlraum hinein (kf).

Längs den Seiten der Sinnespapillen sieht man innen längs der Basalmembran eine ziemlich regelmäßige Lage kubischer Zellen. Im Boden bemerkt man wie beim vorigen Stadium große helle Zellen mit runden Kernen, die in den Einbuchtungen zwischen den Leisten der Cylinderzellen auch die Oberfläche erreichen können. Diese Zellen entsprechen zweifellos den großen unregelmäßig geformten Zellen längs der Basalmembran in den Sinneslinien bei *Chimaera*, die ich hier Sternzellen benannt habe. Es kommt mir ziemlich wahrscheinlich vor, daß sie irgendein Secret absondern.

Die lockere Bindegewebsschicht zwischen Epithel und Scheide ist zum größten Teil zu einer ganz dünnen Schicht reduziert. Wie früher füllt sie auch jetzt das Innere der Sinnesleiste aus, außerdem noch die lateralen Falten des undifferenzierten Epithels der Seitenwände, und stets sieht man in ihr Schnitte durch viele kleine Gefäße. Längs dem Boden ist zu beiden Seiten der Sinnesleiste eine ganz dünne Lage sichtbar, und im Dach liegt das Epithel anscheinend ganz dicht der Scheide an.

Die Bindegewebsscheide ist nach wie vor flachgedrückt, mit dem größten Durchmesser der Hautoberfläche parallel, aber von ihrer

Struktur erhält man nach diesen Fixierungs- und Färbungsmethoden keinen klaren Begriff.

Auf diesen beiden letzten Stadien ist die Oberfläche der Sinneshügel da, wo ein Nerv in das Epithel eintritt, schwach konkav. In der Region mitten zwischen 2 Nervenzweigen findet man auch jetzt Sinnes- und Stützzellen in der charakteristischen knospenförmigen Anordnung vor. Das Sinnesepithel erstreckt sich also nun ununterbrochen den ganzen Kanal entlang, wie das bei erwachsenen Tieren der Fall ist.

Fig. 6 zeigt Schnitte durch die niedrige Sinnesleiste eines stark flachgedrückten Teiles des Infraorbitalkanals. Die Sinnesknospe ist hier bedeutend breiter als bei dem 83 mm langen Stadium, da man jetzt 5—6 Sinneszellen in der Breite wahrnimmt.

Als Resultat dieses Entwicklungsganges liegen also Sinneslinien von folgendem Bau vor:

Das ursprünglich einfache Epithelrohr ist jetzt von 2 Bindegewebsschichten umgeben, zu äußerst von einer ziemlich dicken Bindegewebsscheide mit beginnender Fibrillärstruktur, danach von einer zum größten Teil sehr dünnen Schicht lockeren sehr gefäßreichen Bindegewebes, das jetzt der Mitte der inneren Wand — oder des Bodens — entlang eine zusammenhängende längsverlaufende Erhöhung bildet. Die Zellen des Epithelrohres selbst haben sich in verschiedenen Richtungen differenziert. Dem Boden entlang bildet es mit der eben erwähnten Bindegewebserhöhung die bekannte kontinuierliche Sinnesleiste mit den kontinuierlichen Sinnesorganen im Epithel (LEYDIG'S „linearer Nervenknopf“). Auf beiden Seiten derselben ist eine Reihe aus hohen Cylinderzellen bestehender, kleinerer Epithelleisten sichtbar, und längs jeder Kanalseitenwand ragt eine große Falte des undifferenzierten Epithels weit hinein in den Hohlraum. Im Bindegewebe dieser beiden Falten und in der Sinnesleiste verlaufen die Blutgefäße des Kanals.

Mit anderen Worten, es sind dies Sinneslinien von genau demselben Bau wie bei erwachsenen Tieren.

Was die Verschiedenartigkeit der Sinneslinie in den verschiedenen Körperregionen und die Vergleiche zwischen dieser Beschreibung und derjenigen anderer von voll entwickelten Sinneslinien anbelangt, so brauche ich nur auf meine früheren Arbeiten hinzuweisen.

Spaltpapillen (= freie Nervenbügel).

In den ersten Abschnitten meiner Arbeit habe ich mehrmals darauf hingewiesen, wie genau die allerersten Anlagen zu den Linien der freien Nervenbügel mit den Sinneslinienanlagen übereinstimmen. Es dauert indessen nicht lange, bis sich ein gewisser Unterschied bemerkbar zu machen beginnt. Die Sinneslinienanlagen zeigen in allen Stadien eine Tendenz dazu, sich gegen das Bindegewebe hervorzuwölben, so daß sie schon auf Fig. 1, 2 u. 11, Taf. 35 eine deutlich konvexe Grenzlinie gegen das Bindegewebe aufweisen. Anfangs zeigen die Anlagen der freien Nervenbügel, z. B. Fig. 6, 8 u. 13, dieselbe Tendenz, aber die Konvexität wird hier auf den nächstfolgenden Entwicklungsstufen, z. B. Fig. 9, 12 u. 14, wieder ausgeglichen, und hier ragen sie gerade umgekehrt etwas über die Oberfläche empor. Beim Vergleich eines Schnittes durch die Anlage einer Spaltpapille wie Fig. 9 und eines solchen durch die Seitenlinienanlage Fig. 11 sieht man sehr deutlich diesen typischen Unterschied zwischen den beiden Anlagen.

Bei 30 mm Embryonen bildeten die Anlagen der hyomandibularen Spaltpapillen noch zusammenhängende lineare Verdickungen. Eine Aufteilung in Einzelorgane ist indessen meistens schon angedeutet (Fig. 3, Taf. 34) und ist bei 40–45 mm langen Embryonen oft vollendet. Hier sieht man denn linienförmige Anlagen von spindelförmigen Einzelorganen.

Während dieser Aufteilungsprozeß sich vollzieht, werden die Ectodermverdickungen selbst kaum weiter differenziert, so daß die Spaltpapillen im Verhältnis zu den Sinneslinienanlagen in der Entwicklung gewissermaßen zurückbleiben.

Auf einem, übrigens ziemlich schlechten Schnitt durch eine Hyomandibularpapille eines 53 mm langen Embryos (Fig. 9, Taf. 36) sieht man daher noch ein ganz einfaches Bild. Was die rein äußeren Umrisse angeht, so sieht man nach wie vor nur eine etwas über die Ectodermfläche hinausragende Verdickung, deren Grenzlinie nach innen zu nach dem Bindegewebe schwach konvex ist. Die Anlage unterscheidet sich deutlich von dem undifferenzierten Ectoderm und besteht aus einem zentralen sinnesknospenähnlichen Teil mit einer unregelmäßigen Gruppe etwas umgewandelter Zellen auf jeder Seite. Den dazu gehörenden Nervenzweig sieht man schräg aufwärts durch das Bindegewebe verlaufen.

Bei 83 mm langen Embryonen sieht man ein ganz anderes und

äußerst charakteristisches Bild (Fig. 8, Taf. 37). Nach wie vor hat man eine mittlere sinnesknospenähnliche Partie, worin man jetzt gleichfalls zwei Arten von Zellen unterscheiden kann, höhere, mehr stabförmige und kurze birnförmige. Zu beiden Seiten der Sinnesknospe ragt nun eine sehr ins Auge fallende, rundliche Ectodermver dickung weit in die Lederhaut hinein, und zwischen ihnen erstreckt sich ein Zapfen der äußeren Lederhautschicht bis an die Sinnesknospenbasis. Der dazugehörnde Nervenzweig läßt sich aufwärts durch diese Bindegewebspapille verfolgen.

Ungefähr denselben Bau der Spaltpapillen findet man bei 110 mm langen Embryonen (Fig. 9, Taf. 37). Die einzige Veränderung ist, daß man hier eine spaltförmige Vertiefung in den Ectodermverdickungen zu beiden Seiten der Sinnesknospe wahrnimmt. Man sieht sie auf Fig. 9 nur auf der linken Seite, da der Schnitt schief zur Längsachse des Organs getroffen ist.

Bei Embryonen von 130 mm ist die Entwicklung wieder weit fortgeschritten. Die im vorigen Stadium angedeuteten spaltförmigen Vertiefungen sind auf Fig. 10 weit hinein bis zur Basis der ursprünglich rundlichen Ectodermverdickungen gedrun gen, so daß man nichts mehr von Verdickungen zu beiden Seiten der Sinnesknospe, sondern schmale tiefe Epitheleinbuchtungen wahrnehmen kann. Dadurch ist in der Mitte der Anlage eine hohe spindelförmige Papille entstanden, die die Sinnesknospe trägt; es ist dies die sogenannte Sinnespapille. Längs den Papillenseiten besteht das Epithel aus zwei Zellenschichten, zu äußerst aus niedrigen Cylinderzellen und längs der Basalmembran aus großen, hellen Zellen mit runden Kernen, die sehr an die jungen „Sternzellen“ der Sinneslinienanlagen erinnern, zwischen diesen auch kleinere schmale Zellen. Auf der unteren Seite der Spalte besteht das Epithel aus zwei Lagen kubischer Zellen, von denen die innerste wie gewöhnlich in die innerste Zellenschicht der Epidermis übergeht. An der Sinnesknospenbasis erhebt sich auch jetzt eine ganz schmale Bindegewebspapille, in welcher der Nerv eben nach dem Sinnesorgane zu verläuft.

Vergleicht man diese Spaltpapillen mit denjenigen der erwachsenen Tiere, so fällt einem auf, daß sie in mehrerer Hinsicht immer noch von diesen abweichen. Die Cylinderzellen an den Seiten der Sinnespapillen entlang bilden noch keinen leistenförmigen Vorsprung wie in den Papillen der ausgewachsenen Exemplare; ferner liegt die ganze Anlage noch unter der Hautoberfläche. Bei ausge-

wachsenen Tieren ragen die Sinnespapillen über die allgemeine Hautoberfläche hinaus und sind außerdem auf beiden Seiten von zwei halbmondförmigen Epithelfalten, die noch etwas höher sind als die Sinnespapillen, geschützt.

Ob diese endgültigen Veränderungen sich während der aller-ältesten Embryonalstadien oder erst später vollziehen, habe ich wegen Materialmangels nicht untersuchen können.

In meiner früheren Arbeit habe ich ausführlich berichtet, wie die Spaltpapillen der verschiedenen Körperregionen im Bau variieren. Die hyandibularen und ventralen Papillen, die bei ausgewachsenen Tieren genau denselben Bau besitzen, sind einander auch auf den verschiedenen Entwicklungsstadien vollständig gleich. Die lateralen und dorsalen, die bei Erwachsenen etwas kleiner und einfacher gestaltet sind als jene, unterscheiden sich während der Embryonalstadien nicht nennenswert von den Hyomandibularpapillen. Die zwei Verdickungen an jeder Seite der Sinnesknospe ragen nicht so tief in die Lederhaut hinein, folglich werden die spaltförmigen Vertiefungen an beiden Seiten der Sinnespapillen auch nicht so tief. Die supratemporalen Spaltpapillen bestehen in den entsprechenden Embryonalstadien nur aus einer spindelförmigen Sinnesknospe, die bedeutend größer als sonst ist, die Seitenverdickungen fehlen hier beinahe ganz.

Die LORENZINI'schen Ampullen.

Von der Entwicklung der Ampullen bei *Spinax*-Embryonen hat MINCKERT eine ausführliche Beschreibung gegeben. Er geht von 35 mm langen Embryonen aus und verfolgt von hier ab die Ampullenentwicklung durch sechs Stadien:

1. Stadium der Epidermisverdickung,
2. Stadium der Einsenkung der Epidermis,
3. Stadium der einfachen kurzen Röhre,
4. Stadium der kolbig angeschwollenen Röhre,
5. Stadium der Ampulle ohne Divertikel,
6. Stadium der Ampulle mit Divertikeln.

Die vier ersten Stadien hat auch DOHRN in seiner 17. Studie beschrieben, wo man auf den vorzüglichen Illustrationen auf tab. 18, in den sogenannten „Papillen des supraorbitalen Schleimkanales“, die jungen Ampullenanlagen auf den verschiedenen Entwicklungsstufen bis zu dem Stadium der kolbig angeschwollenen Röhre wiedererkennen kann.

Auf MINCKERT's Stadium 1 ragen die einzelnen Ampullenanlagen deutlich in das Bindegewebe hinein. Man kann indessen auch in früheren Stadien von einzelnen Ampullenanlagen sprechen, nämlich in den auf Fig. 15, Taf. 35 vorgeführten Stadien, wo die Zellen des Ampullenfeldes begonnen haben, sich in deutlich konzentrische Gruppen zu ordnen, ohne daß diese irgendwie in das Bindegewebe hineinragen.

MINCKERT findet die kolbenförmigen Ampullenröhren bei 45 mm langen Embryonen und das nächste Stadium, Ampullen ohne Divertikel, d. h. Ampullen mit abgeplatteten Böden, bereits bei 49 mm langen.

Ich fand bei Embryonen von 53 mm nur kolbenförmige Ampullenröhren (Fig. 10 u. 12, Taf. 36) und erst bei solchen von ca. 70 mm das nächste Stadium (Fig. 11, Taf. 37).

In den kolbenförmigen Ampullenröhren besteht das Epithel zu innerst im Boden aus einer einzelnen Schicht hoher Cylinderzellen, die allesamt untereinander gleich sind (Fig. 9—12, Taf. 36). Dieses einschichtige Cylinderepithel wird bald von einem zweischichtigen Epithel abgelöst, das ganz nahe dem Boden und außen an der Mündung regelmäßig zweischichtig ist, während die Zellen des Mittelteiles mehr alternierend angeordnet sind. In den Ampullenröhren sind bereits schwache Spuren von Secretbildung (Fig. 12) wahrzunehmen.

Auf Fig. 10 u. 12 sieht man gleichfalls die dazu gehörenden Nerven mit ihren von DOHRN besprochenen Endplatten, die seiner Meinung nach während der raschen Einwanderung von Ectodermzellen aus der Ampullenröhre entstehen; die sammeln sich zunächst hier an der Ampullenröhrenbasis an, um nach und nach längs des Nervenzellenstranges nach innen zu wandern. Zu der Frage, wie es sich mit der Einwanderung von Ectodermzellen verhält, habe ich keinen persönlichen Standpunkt nehmen können.

Fig. 11, Taf. 37, einen schrägen Längsschnitt durch das innere Ende einer Ampulle eines 73 mm langen Embryos darstellend, zeigt eine Ampulle mit abgeplatteten Boden, d. h. eigentlich ist er bereits schwach in den Hohlraum hineingewölbt. Der innere Hohlraum hat sich jetzt bedeutend erweitert, wird aber nach der Mündung zu allmählich enger, d. h. die eigentlichen Ampullen¹⁾ sind

1) Hiermit ist der in diesem Stadium mit dem einschichtigen Cylinderepithel ausgekleidete Teil der Ampullenröhre gemeint.

immer noch nicht scharf gegen die Ampullengänge abgesetzt. Der histologische Bau entspricht genau dem vorigen Stadium. In den Ampullenröhren sind jetzt recht große Secretansammlungen, so auf Fig. 11 längs dem inneren Rande der Cylinderzellen, sichtbar; das Secret färbt sich mit DELAFIELD's Hämatoxylin stark blau.

Bei 83 mm langen Embryonen findet man die ersten Stadien von Ampullen mit Divertikeln. Auf Fig. 12, Taf. 37 sieht man, wie der mittlere Teil des Bodens wie einer gerade abgeschnittenen Papille in den Hohlraum hinaufragt; das ist die Anlage zu der Mittelpartie (*mi*, Fig. 13) der Ampulle mit Zentralplatte (*cp*). Die Divertikel (*div*) sieht man als ganz seichte, beinahe kugelförmige Vorsprünge zu beiden Seiten derselben. Auf diesem Stadium ist der Hohlraum der eigentlichen Ampullen endlich gegen diejenigen der Ampullengänge scharf abgesetzt. Sowohl auf der Zentralplatte als auch in den Divertikeln findet man einschichtiges anscheinend aus gleichartigen Zellen bestehendes Cylinderepithel.

Bei Embryonen von 110 mm Länge bilden die Divertikel tiefe, fingerförmige, radiär um die Zentralplatte angeordnete Ausstülpungen (Fig. 13, Taf. 37). Der Querschnitt auf Fig. 14 hat gerade das Epithel der Zentralplatte getroffen, deren Kerne den Raum zwischen den 8¹) primären Divertikeln ausfüllen, d. h. wir haben hier eine Ampulle von dem charakteristischen „Orange“-Typ vor uns. Die Ampullen selbst sind von den Ampullengängen deutlich abgesetzt (Fig. 13). Das Epithel der Ampullengänge besteht aus einer doppelten Schicht stark abgeplatteter Zellen, das der eigentlichen Ampulle aber nach wie vor aus einem einschichtigen Cylinderepithel. Aber in diesem Epithel sieht man jetzt deutlich 2 Arten von Kernen, nämlich zwischen den gewöhnlichen langgestreckten Kernen auch vereinzelte von deutlich runder Form.

Sowohl auf Fig. 13 als auch auf Fig. 14 sieht man, daß die Bindegewebsfasern rings um die Ampullen in deutlich konzentrischen Linien (*bs*) um die verschiedenen Ampullen herum verlaufen. Die erste Andeutung dieser Anordnung der Bindegewebsfasern — die späteren Bindegewebscheiden — ist bereits an 53 mm langen Embryonen wahrzunehmen, z. B. ein beinahe zusammenhängender Ring aus Bindegewebszellen (*bs*) auf dem Ampullenquerschnitt (Fig. 11, Taf. 36).

1) Ein Divertikel hat sich in zwei geteilt, d. h. die Bildung von sekundären Divertikeln hat begonnen.

Was die äußere Morphologie anbetrifft, so haben die Ampullen bei 110 mm langen Embryonen ihre endliche Form erreicht, d. h. es können sich immer noch sogenannte sekundäre Divertikel als Ausstülpungen von den primären bilden, die bleiben jedoch ohne sonderliche Beeinflussung des Totalbildes.

In den eigentlichen Ampullen findet eine weitere Differenzierung des Epithels statt, die im wesentlichen bei 130 mm langen Embryonen zum Abschluß gelangt ist. In der Divertikelaußenwand findet man genau wie bei ausgewachsenen Tieren das Epithel bestehend aus birnbis sackförmigen nach dem inneren Hohlraum zu zugespitzten Zellen mit runden Kernen (*sac*, Fig. 15, Taf. 37), die mit ihrer breiten Basis der Basalmembran aufsitzen (= FORSELL's Sinneszellen) zwischen diesen langgestreckte Zellen mit uhrglasförmigen Kernen (*ste*) (= FORSELL's Stützzellen).

Das Epithel der Zentralplatte, das auf allen früheren Stadien aus hohen Cylinderzellen bestand, hat sich bei 130 mm langen Embryonen in ein bedeutend mehr kubisches, aber bei weitem noch nicht so abgeplattetes Epithel wie bei erwachsenen Tieren umgewandelt.

Mit Ausnahme der Zeit des Eintretens von einigen der verschiedenen Entwicklungsstadien stimmen diese Beschreibungen in allem wesentlich mit denen MINCKERT's überein, nur erwähnt MINCKERT erst bei den 80 mm langen Embryonen ein Secret in den Ampullen. Es kann das ja reiner Zufall sein, der den angewandten Fixierungs- und Färbemethoden zuzuschreiben ist. Wie erwähnt fand ich bereits bei 53 mm langen Embryonen ein deutlich blaugefärbtes Secret, und es läßt sich leicht denken, daß es sich mit der Zeit herausstellen wird, daß auf allen Einsenkungsstadien der Röhren eine Secretausscheidung vor sich geht, genau wie das bei den Sinneslinien der Fall war.

In der Regel werden die Ampullen als modifizierte Nerven-
hügel¹⁾, die mit den Nervensäcken der Knorpelganoiden homolog sind, angesehen. In Übereinstimmung mit dieser Anschauungsweise herrscht die überaus verbreitete Auffassung, daß die Nervensäcke der Knorpelganoiden und die Ampullen der Knorpelfische Organe sind, zu denen bei den übrigen Fischen nichts Homologes zu finden wäre. Gegen diese Auffassung wendet sich ALLIS in seiner Arbeit über *Mustelus*, indem er zu beweisen sucht, daß die Ampullen und selbstverständ-

1) WIEDERSHEIM, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

lich auch die Nervensäcke mit den den Geschmacksknospen ähnlichen Organen bei *Amia calva*, die er unter der Bezeichnung: „surface sense organs“ beschrieben hat, homolog sind, indem er sagt: „The terminal buds of Ganoids, the nervesacks of *Acipenser* and the ampullae of Selachians are in all probability homologous structures.“

JOHNSTON veröffentlichte in demselben Jahre eine diese Theorie stark verdammende Kritik, indem er sich folgendermaßen äußert: „this argument seems to me wholly unsound and likely to lead to further difficulties in a matter which the work of several authors during the last three years has just redeemed from great and needless confusion.“

ALLIS hat versucht, seinen Standpunkt dadurch zu beweisen, daß das Innervationscentrum der Ampullen sich von demjenigen der Sinneslinien und Spaltpapillen unterscheidet, und diese Schlußfolgerung war es in der Hauptsache, die JOHNSTON in seiner Kritik angriff.

Ich hoffte, in dieser Arbeit auch diese Frage untersuchen zu können; es erwies sich jedoch, daß man in dem Falle zu spezielleren Methoden, als sich mir die Gelegenheit dazu geboten hat, greifen muß.

Ich kann indessen nicht unterlassen, auf einige Gleichheitspunkte der ontogenetischen Entwicklung zwischen den „terminal buds“ von *Amia* auf der einen Seite und den LORENZINI'schen Ampullen bei *Spinax* auf der anderen Seite aufmerksam zu machen.

Nach ALLIS¹⁾ entwickeln sich „terminal buds“ von *Amia*:

1. gruppenweise aus verdickten Ectodermfeldern: „they are first seen as fine whitish spots adjoining a canal line. . . .“

This spot soon breaks up into, or is replaced by a series of spots. . . .“

2. diese Felder entstehen später als die Sinneslinienanlagen,

3. sie sind in ihrer Ausbreitung wesentlich auf die Kopfregionen über denselben Feldern wie die Ampullenanlagen bei *Spinax* beschränkt, doch trifft man sie bei *Amia* hier und da auf der Rücken-seite bis zu der ersten Rückenflosse an.

Diese drei Eigentümlichkeiten sind beiden Arten von Organen gemeinsam, und vergleicht man ein *Spinax*-Stadium von 28—29 mm mit einem *Amia*-Stadium von ALLIS (fig. 4, tab. 31), so muß man notgedrungen auf den Gedanken kommen, daß das, was hier bei

1) In seiner Arbeit über *Amia calva* (1).

Spinax Ampullenanlagen darstellt, dem entsprechen muß, was bei *Amia* die Anlage der „terminal buds“ ist.

Natürlich sind diese rein äußerlichen Gleichheitspunkte an und für sich kein Beweis; aber meiner Meinung nach muß man das Recht besitzen, ihnen so viel Gewicht beizulegen, daß man trotz JOHNSTON'S Kritik diesen Dingen nach wie vor seine Aufmerksamkeit zuwendet und ALLIS' Anschauung nicht gleich als ganz unannehmbar verwirft.

Ich bin in dieser Abhandlung überhaupt nicht auf Beschreibungen von Zellstrukturen u. dgl. eingegangen, da bei der Konservierung darauf keine spezielle Rücksicht genommen wurde.

Bezeichnungen wie „Sinneszellen, „Stützzellen“ etc. wurden ausschließlich aus dem Grunde auf die verschiedenen Zellen angewandt, weil sie in ihrer rein äußerlichen Form mit den Zellen, die in der Literatur über Hautsinnesorgane unter diesem Namen zusammengefaßt werden, übereinstimmen.

Genaue Angaben darüber, wann und auf welche Weise die verschiedenen Zellen sich aus der ursprünglich gleichartigen Anlage differenzieren, sind selbstredend nur mit Hilfe spezieller histologischer Methoden möglich.

Ich meinte indessen, daß eine rein morphologische Darstellung, wie diese hier, auch ein gewisses Interesse haben müßte, sowohl deswegen, weil keine einheitliche Darstellung dieser Dinge existiert, als auch weil auf Grundlage der früheren zerstreuten Beobachtungen zum Teil irreführende Darstellungen der einzelnen Entwicklungsphasen geliefert worden sind. Außerdem kann ja solch eine morphologische Beschreibung von nicht geringer Bedeutung für eventuelle spätere speziell-histologische Untersuchungen sein.

Literaturverzeichnis.

1. ALLIS, EDV. PH. jr., The anatomy and development of the lateral line system in *Amia calva*, in: Journ. Morphol., Vol. 2, 1889.
2. —, The lateral sensory canals, the eye-muscles and the peripheral distribution of certain of the cranial nerves of *Mustelus laevis*, in: Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 45, 1902.
3. BALFOUR, F. M., A monograph on the development of the Elasmobranch Fishes, 1872.
4. BEARD, JOHN, On the cranial ganglia and segmental sense organs of Fishes, in: Zool. Anz., Jg. 8, 1885.
5. BOLL, FRANZ, Die LORENZINischen Ampullen der Selachier, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 4, 1868.
6. BROHMER, P., Die Sinneskanäle und die LORENZINischen Ampullen bei *Spinax*-Embryonen, in: Anat. Anz., Vol. 32, 1908.
7. —, Der Kopf eines Embryos von *Chlamydoselachus* und die Segmentierung des Selachierkopfes, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 44, 1902.
8. COLE, F. J., On the sensory and ampullary canals of *Chimaera*, in: Anat. Anz., Vol. 12, 1896.
9. —, The cranial nerves of *Chimaera monstrosa*, in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 38, 1896.
10. COLLINGE, W. E., The sensory canal system of Fishes, I. Ganoidei, in: Quart. Journ. microsc. Sc., 1894.
11. —, On the sensory canal system of Fishes, II. Teleostei. Suborder of Physostomei, in: Proc. zool. Soc. London, 1895.
12. —, On the sensory and ampullary canals of *Chimaera*, *ibid.*, 1895.
13. DOHRN, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, in: Mitth. zool. Stat. Neapel; Vol. 10, 1891.
14. —, Die SCHWANN'schen Kerne der Selachierembryonen, in: Anat. Anz., Vol. 7, 1892.
15. —, Studie 19. Vagus und Lateralis bei Selachierembryonen, in: Mitth. zool. Station Neapel, Vol. 15, 1901.
16. —, Der Trochlearis, *ibid.*, Vol. 18, 1907.

17. EWART, J. C., The lateral sense organs of Elasmobranchs. I. The sensory canals of *Laemargus*, in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 38, 1892.
18. EWART and MITCHEL, Desgl., II. The sensory canals of the common skate, *ibid.*
19. FORSELL, GÖSTA, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der LORENZINI-schen Ampullen bei *Acanthias vulgaris*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 65, 1899.
20. FRITSCH, G., Über den Bau und die Bedeutung der Kanalsysteme unter der Haut der Selachier, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1888.
21. FRORIEP, A., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes, in: Verh. anat. Ges., 1891.
22. GARMAN, SAM., On the lateral canal system of the Selachia and Holocephala, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 17, 1888.
23. JOHANN, L., Über eigentümliche epitheliale Gebilde (Leuchtorgane) bei *Spinax niger*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 66, 1899.
24. JOHNSTON, J. B., The homology of the Selachian ampullae, in: Anat. Anz., Vol. 21, 1902.
25. —, The central nervous system of Vertebrates, in: Erg. Fortschr. Zool., Vol. 2, 1910.
26. v. KLINKHARDT, W., Kopfganglien und Sinneslinien der Selachier, in: Jena. Ztschr. Naturw., 1905.
27. LEYDIG, FR., Über die Haut einiger Süßwasserfische, in: Z. wiss. Zool., Vol. 3, 1851.
28. —, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie, Rostock 1852.
29. —, Über Organe eines sechsten Sinnes, Dresden 1868.
30. —, Neue Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische, in: Festschr. naturw. Ges. Halle, 1879.
31. —, Hautdecke und Hautsinnesorgane der Knochenfische, in: Zool. Jahrb., Vol. 8, Anat., 1895.
32. MERKEL, FR., Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere, Rostock 1880.
33. MINCKERT, W., Zur Topographie und Entwicklungsgeschichte der LORENZINI'schen Ampullen, in: Anat. Anz., Vol. 19, 1901.
34. NISHIKAWA, Notes on some embryos of *Chlamydoselachus anguineus*, in: Annot. zool. Japon., Vol. 2, part 4, 1898.
35. RETZIUS, Zur Kenntnis der LORENZINI'schen Ampullen der Selachier.
36. RUUD, G., Om hudsanseorganer hos *Spinax niger*, in: Nyt Mag. Naturv., 1915.

37. SCHULZE, F. E., Über die becherförmigen Organe der Fische, in: Z. wiss. Zool., Vol. 12, 1863.
38. —, Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 6, 1870.
39. SOLGER, B., Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. I. Die Seitenorgane von *Chimaera*. II. Die Seitenorgane der *Selachier*, *ibid.*, Vol. 17, 1880.
40. VAN WIJHE, J. W., Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des *Selachier*kopfes, in: Verh. Akad. Amsterdam, 1883.

Erklärung der Abbildungen.

a' Ampullengang
ba Buccalis-Ampullen (*ba*₁—*ba*₅ die 5 Gruppen im 47 mm-Stadium (Fig. 6, Taf. 34)
ba' die dazu gehörenden Ampullengänge
bi Bindegewebe zwischen Epithelrohr und Scheide
bk Bindegewebskerne
bs Bindegewebsscheide
bu Ram. buccalis facialis
c Cupula
co Lederhaut
cp Zentralplatte
div Divertikel
dp dorsale Spaltpapillenlinie
ep Epidermis
epl Epithelleiste am Boden der Sinneslinie
hm Hyomandibularkanal
hma Hyomandibularampullen
hma' die dazu gehörenden Ampullengänge
hmf Ram. hyomand. Facialis
hmp hyomand. Linie der Spaltpapillen
int? Ram. intestinalis X?
io Infraorbitalkanal
*io** Oticusteil desselben
k Blutgefäße

kf gefäßführende Falten des Sinneslinienepithel
l Seitenlinie
lat Ram. lateralis Vagi
lp laterale Spaltpapillenlinie (= akzessorische Seitenlinie)
ly Leuchtorgan
m Ram. maxillaris V
md Ram. mandibularis V
mi Mittelpartie der Ampullen
n Nervenzellen oder Nervenzweige
np Nervenplatte
o Ram. oticus Facialis
s Seitenkanal
sa Sinnesknospe
sal Sinnesleiste
sap Sinnespapille
se Secret
so Supraorbitalkanal
*so** deren ventraler Abschnitt
soa Superficialis-Ophthalmicus-Ampullen
soa' zugehörige Ampullengänge
sof Ram. superficialis ophthalmicus facialis
st_{IX} Ram. supratemporalis Glossopharyngei
st_X Ram. supratemporalis Vagi I
stc Stützzellen
stp supratemporale Spaltpapillen

<i>A</i> Acusticusganglion	<i>N</i> Nasenöffnung
<i>C</i> Ciliarganglion	<i>O</i> Auge
<i>Ch</i> Chorda dorsalis	<i>Obl</i> Gehörblase
<i>De</i> Ductus endolymphaticus	<i>Oc</i> N. oculomotorius
<i>F</i> Facialisganglion	<i>Pm</i> Prämandibularhohlraum
<i>Gl</i> Glossopharyngeusganglion	<i>R</i> Rückenmark
<i>H</i> Hyoidhohlraum	<i>Sp</i> Spritzloch
<i>Hm</i> Hyomandibularganglion	<i>T</i> Trigeminalganglion
<i>Ley</i> LEYDIG'sche Zellen	<i>V</i> Vagusganglion
<i>M</i> Mund	<i>V_I</i> 1. Vagusganglion
<i>Ma</i> Mandibularhohlraum	<i>1—5</i> 1.—5. Kiemenspalte

Tafel 34.

Fig. 1. Diagramm über die Verteilung der Hirnnerven bei Embryonen von 20—22 mm Länge.

Fig. 2. Canadabalsampräparat von der abgedeckten Haut des Zungenbeinhogens und weiter nach vorn zwischen Mund und Spritzloch eines Embryos von 29 mm Länge. 1, 2 u. 3 zeigen verschiedene Differenzierungsstufen der einzelnen Ampullenanlagen des Ampullenfeldes. 20 : 1.

Fig. 3. Desgl. von einem Embryo von 33 mm Länge. 30 : 1.

Fig. 4. Canadabalsampräparat von abgedeckter Haut mit Seitenlinie und lateralen Spaltpapillen eines Embryos von 29 mm Länge. 86 : 1.

Fig. 5. Abgedeckte Haut von der Dorsalfäche des Kopfes eines Embryos von 47 mm Länge, von der Innenseite gesehen. 8 : 1.

Fig. 6. Desgl. von der Bauchseite. 8 : 1.

Fig. 7. Desgl. eines Embryos von 65 mm Länge, von der Rückenseite. 6 : 1.

Fig. 8. Desgl. eines 110 mm langen Embryos, von der Rückenseite. ca. 5 : 1.

Fig. 9. Desgl. von der Bauchseite. ca. 5 : 1.

Tafel 35.

Fig. 1. Querschnitt durch den hintersten taschenähnlichen Teil der Seitenlinienanlage eines Embryos von 24 mm Länge. 125 : 1.

Fig. 2. Desgl. etwas weiter nach vorn, wo das Taschenepithel über der Mitte durchgebrochen ist. 125 : 1.

Fig. 3. Starke Vergrößerung desselben Schnittes, die Nervenzellen an der Basis der Verdickung zeigend. 450 : 1.

Fig. 4. Querschnitt durch die Seitenlinienanlage gleich hinter der Kiemenregion desselben Embryos. 125 : 1.

Fig. 5. Querschnitt eines Embryos von 29 mm Länge mit dem hintersten Teil der Anlage zu der dorsalen Spaltpapillenlinie (*dp*) und Seitenlinie (*l*) mit einer lateralen Spaltpapille (*lp*), *x* Nerv von letzterer abwärts zum Lateralis. 62 : 1.

Fig. 6. Querschnitt von dem hintersten Teil der Anlage zu der dorsalen Spaltpapillenlinie an demselben Embryo. 185 : 1.

Fig. 7. Desgl. zwischen zwei Organen. 185 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch das vorletzte Organ der dorsalen Spaltpapillenlinie. 185 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch eines der vordersten Organe der dorsalen Spaltpapillenlinie. 185 : 1.

Fig. 10. Querschnitt durch Seitenlinie und laterale Spaltpapille. 185 : 1.

Fig. 11. Querschnitt durch die Seitenlinie. 185 : 1.

Fig. 12. Schnitt durch die letzte der supratemporalen Spaltpapillen. 185 : 1.

Fig. 13. Querschnitt durch den distalen Teil der Anlage zu der ventralen Spaltpapillenlinie. 185 : 1.

Fig. 14. Desgl. weiter nach vorn. 185 : 1.

Fig. 15. Schnitt durch das Ampullenfeld (ba_5) bei einem Embryo von 29 mm Länge. 165 : 1.

(Fig. 5—14 von derselben Querschnittserie eines Embryos von 29 mm Länge.)

Tafel 36.

Fig. 1. Querschnitt durch die Infraorbitallinie mit Nervenast eines Embryos von 36 mm Länge. 185 : 1.

Fig. 2. Desgl. zwischen zwei Nerven desselben Embryos. 185 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch die Infraorbitallinie mit Seitenkanalanlage (s) von einem Embryo von 40 mm Länge. 185 : 1.

Fig. 4. Querschnitt derselben, 7 Schnitte ($7,5 \mu$) weiter nach vorn. 185 : 1.

Fig. 5. Querschnitt derselben, noch 5 Schnitte ($7,5 \mu$) weiter nach vorn. NB. Zellenstrang vom Ectoderm losgelöst. 185 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch den Infraorbitalkanal mit Seitenkanal eines Embryos von 53 mm. 185 : 1.

Fig. 7. Desgl. von demselben Embryo: Sinnesknospe mit Sinneszellen und Stützzellen. 185 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch den kompakten Teil der Sinneslinienanlage. 185 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch eine Hyomandibularpapille eines Embryos von 53 mm Länge. 185 : 1.

Fig. 10. Schrägschnitt durch Buccalisampullen mit ihren Nerven bei einem Embryo von 53 mm Länge. 125 : 1.

Fig. 11. Querschnitt durch das innere Ende eines Ampullenrohres von demselben Embryo. 185 : 1.

Fig. 12. Medianer Längsschnitt der gleichen von demselben Embryo. 125 : 1.

Tafel 37.

Fig. 1. Querschnitt durch den Supraorbitalkanal (ventraler Teil *so**) mit Seitenkanal und Nervenast eines Embryos von 83 mm Länge. 72 : 1.

Fig. 2. Dasselbe. 185 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch den Infraorbitalkanal mit Seitenkanal eines Embryos von 110 mm Länge. 72 : 1.

Fig. 4. Dasselbe. 165 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch den Supraorbitalkanal (Stück *so**) mit Nervenzweig eines Embryos von 130 mm (d. h. beinahe ausgetragen). 72 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch die Sinnesleiste des Infraorbitalkanals eines 130 mm langen Embryos. Sinnesknospe mit Sinneszellen und Stützzellen. 165 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch den Infraorbitalkanal eines Embryos von 73 mm. 165 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch die Mitte einer Hyomandibularpapille eines Embryos von 83 mm Länge. 125 : 1.

Fig. 9. Desgl. eines Embryos von 110 mm Länge. 125 : 1.

Fig. 10. Desgl. eines Embryos von 130 mm Länge. 125 : 1.

Fig. 11. Längsschnitt durch eine Ampulle eines Embryos von 73 mm Länge. 125 : 1.

Fig. 12. Desgl. eines Embryos von 83 mm Länge. 125 : 1.

Fig. 13. Desgl. eines Embryos von 110 mm Länge. 125 : 1.

Fig. 14. Querschnitt durch Ampullendivertikel und Horizontalschnitt durch die Zentralplatte desselben Embryos. 125 : 1.

Fig. 15. Schnitt durch das Epithel der Außenwand eines Divertikels bei einem Embryo von 130 mm Länge. 600 : 1.

Von diesen Figuren sind Fig. 8 u. 9, Taf. 34 in einer früheren Arbeit veröffentlicht (in: *Nyt Mag. Naturv.*, 1915).

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Speicheldrüsen der Vögel.

Von

Mathilde Antony aus Trier.

Mit 15 Abbildungen im Text und Tafel 38—39.

Das Thema der vorliegenden Arbeit stellte mir Herr Prof. Dr. R. HESSE, Direktor des Zoologischen und vergleichend-anatomischen Instituts der Universität Bonn, wo die Untersuchungen gemacht und im Juli 1916 zum Abschluß gebracht wurden.

Meinem sehr verehrten Lehrer sage ich meinen wärmsten Dank für die vielen Anregungen und das große Interesse, welches er der Arbeit entgegenbrachte. Während seiner durch den Krieg bedingten Abwesenheit von Bonn wurde ich von meinen hochverehrten Lehrern Herrn Prof. Dr. A. STRUBELL und Herrn Privatdozent Dr. W. J. SCHMIDT unterstützt, denen ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche, ganz besonders Herrn Dr. SCHMIDT für seine zahlreichen Ratschläge auf dem Gebiete der Histologie. Für die Beschaffung des ausländischen Vogelmaterials danke ich verbindlichst Herrn Prof. Dr. L. WUNDERLICH, Direktor des Zoologischen Gartens in Köln. Für die Besorgung einheimischer Vögel bin ich Herrn Oberlehrer Dr. H. PABST, Boppard, dem Revierförster Herrn SCHÜTZ-EICHEL, Forsthaus Klink (Landkreis Trier) und dem Förster Herrn WEGENER, Steinberg (Kreis Merzig) zu großem Dank verpflichtet.

Einleitung.

Über die Speicheldrüsen der Vögel zu arbeiten, ist ein lohnendes Unternehmen; denn es gilt da große Lücken auszufüllen, weil die meisten Vögel bezüglich ihres Speichelapparats noch nicht unter-

sucht worden sind. Zur Lösung dieser Aufgabe soll meine Ausführung einen Beitrag liefern. Neben der makroskopischen Beschreibung der Speicheldrüsen bei den Vögeln habe ich einzelne histologische Untersuchungen durchgeführt. Besondere Aufmerksamkeit schenkte ich der Frage, ob eine stärkere oder schwächere Ausbildung der Speicheldrüsen in Beziehung zu ihrer Inanspruchnahme bei der Durchspeichelung der Nahrung besteht. Insbesondere waren auch belangreiche Aufschlüsse durch die Untersuchung solcher Vögel zu erlangen, bei denen, wie bei Schwalben und Spechten, der Speichel eine besondere, von der gewöhnlichen abweichende Aufgabe hat.

Ich verzichte auf eine historische Übersicht über das Studium der Vogelspeicheldrüsen, weil sie in der aus neuerer Zeit stammenden Arbeit von GRESCHIK (1913, p. 332) gegeben ist.

Bezüglich der Drüsenbenennungen richte ich mich im allgemeinen nach v. BARDELEBEN (1907, p. 320), CHOŁODKOWSKY (1892, p. 252), GIACOMINI (1890, p. 176—184). Eine spezialisierte Bezeichnung, z. B. für Unterkiefer- und hintere Gaumendrüsen, habe ich meist selbst vorgenommen.

Für die Unterscheidungen der Drüsen nach ihrer Form waren mir STÖHR's Schemata (1910, p. 69) maßgebend.

Einige gemeinsame oder häufig wiederkehrende Eigenschaften der Speicheldrüsen bei den Vögeln schicke ich vorauf. Zum Unterschied gegenüber den Säugerspeicheldrüsen bilden diejenigen der Vögel Drüsengruppen. Eine Ausnahme machen im allgemeinen lediglich die aus einer einzigen Drüse bestehenden Glandulae maxillaris und angularis oris; letztere tritt jedoch bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Vögel als Drüsenansammlung auf. Es verdient unsere besondere Aufmerksamkeit, daß auch eine Übergangsform zwischen Einzeldrüsen und Drüsengruppen vorkommt. Als solche fasse ich die sonderbare Drüsenform auf, wo eine zusammenhängende Drüsenmasse durch mehrere Ausführungsgänge mündet, wie ich dies nur bei einigen zusammengesetzt-tubulösen Drüsen aus der Glandula mandibularis medialis von *Certhia familiaris* gefunden habe. Doch bin ich bei dem nur vereinzelt Vorkommen dieser Erscheinung sehr zweifelhaft, ob man hierin auch einen Hinweis erblicken darf auf den Weg, der zur Umbildung von Drüsengruppen zu größeren, einheitlichen Drüsen geführt hat. Als eine Art von Übergang könnte man eher diejenigen Fälle, z. B. bei der Glandula angularis oris, bezeichnen, wo neben einer ausgeprägten, großen

Mundwinkeldrüse noch mehrere sehr kleine Drüsen vorkommen (*Fringilla coelebs*, *Certhia familiaris*, *Chelidon urbica*, *Hirundo rustica*). In der Regel haben die vorderen Gaumen- und die Hauptmundwinkeldrüsen weite Zentrallumina; sie sind stets zusammengesetzt-tubulös. Bei den übrigen Speicheldrüsen herrscht der verästelt-tubulöse Bau vor. Eine Vergrößerung der absondernden Fläche wird im allgemeinen in den Vogelspeicheldrüsen mehr durch zahlreiche Faltenbildungen gewonnen als durch reichliche Entwicklung von Tubuli, wie bei den Säugern. In gleichbenannten Drüsen verschiedener Arten und Gattungen macht sich vielfach auch in der Zusammensetzung aus Einzeldrüsen Übereinstimmung geltend. So besteht z. B. große Ähnlichkeit unter den *Glandulae mandibulares* und *angularis oris* bei verschiedenen Insectenfressern. Die *Glandulae linguales inferiores* sind mit wenigen Ausnahmen (*Ortalis ruficauda*, *Neophron percnopterus*) nur an den Zungenseiten anzutreffen. Oft findet ein ununterbrochener Übergang von einer Drüsengruppe in eine andere statt, z. B. bei den *Glandulae palatinae posteriores* und *pterygoideae* (Entenvögel, *Eulabes javanensis*, *Chelidon urbica*), ferner bei den *Glandulae linguales superiores* und *cricoarytaenoideae* (*Passer domesticus*, *Erithacus rubecula*, *Chelidon urbica*). — Dem Ende eines jeden Kapitels füge ich eine Übersichtstabelle über die Speicheldrüsengruppen bei.

Technik.

Die Speicheldrüsen der Vögel sind für die Technik ein weniger dankbarer Gegenstand wegen der schweren Fixierbarkeit der Schleimgranula. Von den mannigfachen Fixierungsmitteln, wie konzentriertes Sublimat in destilliertem Wasser oder physiologischer Kochsalzlösung, Sublimat-Osmium, Sublimat-Eisessig, ZENKER's Gemisch, FLEMMING'sche Lösung, absoluter Alkohol, Formol in destilliertem Wasser, Alkohol-Formol, die ich durchprobierte, gab letzteres die besten Resultate bei der Anweisung nach SCHAFER (1908, p. 25); denn bei keinem anderen Fixierungsmittel waren die Granula so gut erhalten. Als schlechteste Fixierer fand ich alle sublimathaltigen Lösungen. Die meisten Objekte habe ich nach der Alkoholhärtung in Paraffin eingebettet und von ihnen Mikrotomschnitte von 5 μ , 7,5 μ oder 10 μ Dicke angefertigt.

Mit den von GRESCHIK (1913, p. 344) empfohlenen Kombinationen von regressiven Neutralfärbungen nach R. HEIDENHAIN habe ich

keine besonders guten Ergebnisse erzielt. Neben den üblichen Schleimfärbungen, wie z. B. mit Thionin, Gentianaviolett, Safranin-Bismarckbraun usw., verbunden mit einer Nachfärbung, z. B. mit Eosin, gebrauchte ich HEIDENHAIN's und DELAFIELD's Hämatoxylin. Nach der von KRAUSE (1895, p. 95) angegebenen Weise konnte ich jedoch bei Anwendung einer wässerigen Ferrocyankaliumlösung nach dünner Färbung mit Thionin keine besseren Resultate als bisher erhalten. Als beste und empfindlichste Schleimfärbung habe ich diejenige mit Mucikarmin gefunden, nach MAYER's Vorschrift (1896, p. 317) angewandt. Als Färbung für Bindegewebe und elastische Fasern benutzte ich Säurefuchsin und Resorcin-Fuchsin nach WEIGERT.

Erklärung der Abkürzungen in Text- und Tafelfiguren.

<i>gl</i>	Glandula, ae		
<i>ma</i>	"	mandibularis	anterior
<i>mp</i>	"	"	posterior
<i>mpe</i>	"	"	" externa
<i>mpi</i>	"	"	" interna
<i>mpm</i>	"	"	" medialis
<i>me</i>	"	"	externa
<i>mm</i>	"	"	medialis
<i>mi</i>	"	"	interna
<i>pc</i>	"	picorum	
<i>li</i>	"	linguales	inferiores
<i>ls</i>	"	"	superiores
<i>lsa</i>	"	"	" anteriores
<i>lsp</i>	"	"	" posteriores
<i>cr</i>	"	cricoarytaenoideae	
<i>mx</i>	"	maxillaris = palatina	anterior
<i>pp</i>	"	palatina	posterior
<i>ppe</i>	"	"	" externa
<i>ppi</i>	"	"	" interna
<i>pt</i>	"	pterygoideae	
<i>ao</i>	"	angularis oris	
<i>oe</i>	"	oesophagi.	

I. Wasser- und Sumpfvögel.

Über die Speicheldrüsen bei Wasser- und Sumpfvögeln finden sich übereinstimmende Angaben, nämlich über die geringe, wenn nicht rudimentäre Ausbildung, bei einer Reihe von Untersuchern, z. B. bei MECKEL (1829, p. 438), MILNE EDWARDS (1860, p. 226—227), ELLENBERGER u. HOFMEISTER (1881, nach OPPEL, 1900, p. 554), GADOW

(1891, p. 663). TIEDEMANN (1810, p. 397—398) hat bei ihnen zwei Paar kleine Drüsen, Zungen- und Gaumendrüsen, gefunden. Die schwache Entwicklung der Speicheldrüsen bei Gänsevögeln im besonderen wird bei MECKEL (1829, p. 442) und GADOW (1891, p. 663) hervorgehoben; letzterer stellt bei ihnen das Vorhandensein sämtlicher Gruppen fest. Bei GIEBEL (1858, p. 35) werden die Zungendrüsen, bei REICHEL (1882, p. 53) die kleinen Mundwinkeldrüsen genannt.

Plotus anhinga L.

Der amerikanische Gewässer bewohnende Schlangenhalsvogel, *Plotus anhinga* L., zeichnet sich durch den Mangel jeglicher Mundhöhlendrüsen aus. Seine Nahrung, die ausschließlich aus Fischen besteht, macht ein Einspeicheln überflüssig. Die Zunge, vollständig mit der Unterschnabelhaut verwachsen, ist bei 0,5 cm Länge und 0,15 cm Breite äußerst klein im Vergleich zu dem 13,5 cm langen Schnabel. Eine stärkere Entwicklung derselben wäre beim Gleiten der Nahrung durch die Mundhöhle nur hinderlich.

Ardea cinerea L.

Beim grauen Fischreiher, der außer Fischen auch Frösche, Schlangen, Wasser- und Sumpfvögel, Mäuse und Insecten verzehrt, fand ich nur eine Gruppe von Speicheldrüsen, die schon von MECKEL (1829, p. 439) allgemein für *Ardea* erwähnten, besonders in der hinteren Zungenhälfte liegenden, sehr kleinen Gl. linguales (den Gl. linguales inferiores anderer Vögel entsprechend), von STANNIUS (1846, p. 297) als einfache Blindsäcke, Folliculi linguales, bezeichnet. GIEBEL (1858, p. 32) gibt von dieser Gruppe nur an, daß sie einige seitliche Drüsenöffnungen besitzt. Ihre je 16—17 unscheinbaren Mündungen liegen meist 2 mm vom Zungenrand entfernt, in durchschnittlichem Abstand von 1 mm voneinander. Der vordere Zungenabschnitt ist drüsenfrei.

Xenorhynchus asiaticus LATH.

Der in Indien heimische Glanzjabiru, der Familie der Ciconiidae angehörend, nimmt eine weniger schlüpfrige Nahrung auf als etwa *Plotus* oder *Ardea*, nämlich Mückenlarven, Würmer, Schnecken und Muscheln. Bei ihm ist eine Durchspeichelung schon eher erforderlich.

Im Unterschnabel, zu beiden Seiten der Larynxspalte, liegen die Gl. cricoarytaenoideae.

Im Oberschnabel münden die Gl. maxillares 1 cm oralwärts von der Choanenspalte aus. Sie ziehen sich 3,5 cm dicht an der Spalte entlang mit einer Maximalbreite von je 0,2 cm. Im Verhältnis zu dem 32 cm langen Schnabel sind demnach ihre Ausdehnungen unbedeutend.

Die Gl. palatinae posteriores weisen ihre stärkste Entwicklung an den Gaumenpapillen auf. Im ganzen fand ich je 13—14 Drüsenöffnungen.

Im Mundwinkel befindet sich die knapp 1 cm lange, 0,3 cm breite Gl. angularis oris.

Phoenicopterus roseus L.

Der Flamingo frißt die gleiche Nahrung wie der Glanzjabiru. Beide Vögel zeigen auch im wesentlichen dieselben Drüsengruppen. Ersterem fehlen die Gl. cricoarytaenoideae, er besitzt aber Gl. pterygoideae, die letzterem abgehen. Bei *Phoenicopterus roseus* ist insofern ein Fortschritt in der Ausbildung anzutreffen, als bei ihm sämtliche Drüsen stärker entwickelt sind als bei *Xenorhynchus asiaticus*. Daß dem Flamingo die Speicheldrüsen wahrscheinlich ganz fehlen, wie MECKEL (1829, p. 438) annahm, hat sich also durch die Untersuchung als irrig erwiesen. REICHEL (1882, p. 52—55), der einen Überblick über die Angaben MECKEL's in bezug auf die Speicheldrüsen der Vögel gab, machte schon auf mögliche Ungenauigkeiten aufmerksam. Ihm dünkt es kaum annehmbar, daß einzelne Vögel keine oder nur geringe Zahl von Speicheldrüsen besitzen, solche negative Befunde erklärt er mit der Kleinheit oder der versteckten Lage der Drüsen.

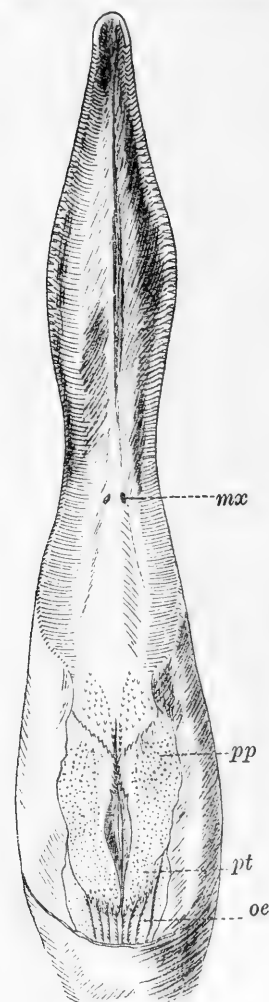


Fig. A.

Phoenicopterus roseus L.
Oberschnabel. 2:3.

Im Unterschnabel und in der Zunge habe ich keine Drüsen gefunden. Dagegen sind im Oberschnabel sämtliche Gruppen vorhanden.

Die Gl. maxillares besitzen große Öffnungen, je 0,15 cm von der Mittellinie entfernt, im Anfange des letzten Drittels des Oberschnabels (Fig. A *mx*). Sie erstrecken sich beiderseits 4 cm caudwärts bis zum Beginn der Choanenspalte, wo sie eine Breite von 0,8 cm erlangen.

Die Gl. palatinae posteriores sind auf dem zugehörigen Gaumenfeld gleichmäßig verteilt (Fig. A *pp*); durchschnittlich fand ich auf 4 qmm Fläche 12 feine Drüsenöffnungen. Diese Gruppe geht unmerklich in die der Gl. pterygoideae über, die also mit den hinteren Gaumendrüsen ein zusammenhängendes Drüsenfeld bilden (Fig. A), das meist 0,1 cm tief ist. Nach den Rachenpapillen zu ist die Anzahl der Drüsenöffnungen größer; auf gleicher Höhe fand ich 18—20 (Fig. A *pp* u. *pt* gibt in den schwarzen Punkten zu Seiten der Choanenspalte nicht eine naturgetreue Anzahl der Drüsenöffnungen wieder; letztere sind in Wirklichkeit viel feiner und enger aneinander gelegen).

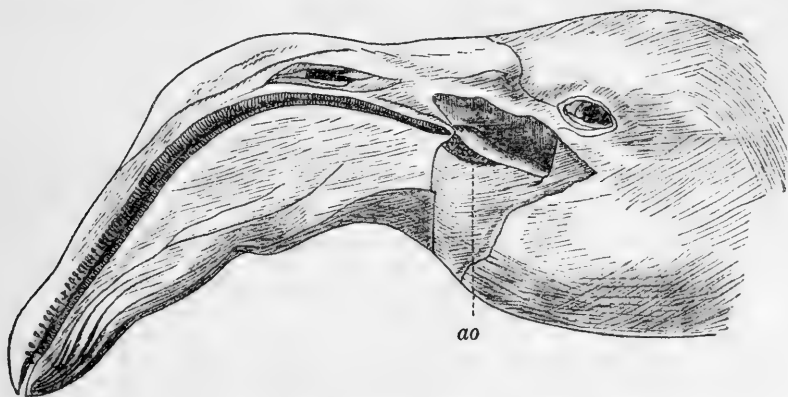


Fig. B. *Phoenicopterus roseus* L. Kopf 2:3.

Die keilförmige Gl. angularis oris (Fig. B *ao*) ist im Mundwinkel 0,4 cm breit. Sie verläuft 1,2 cm unter dem Jugale entlang. Ihre zahlreichen Drüsenläppchen heben sich deutlich voneinander ab, wodurch die Drüse ein traubiges Aussehen gewinnt.

Phoenicopterus hat im Gegensatz zu den vorher erwähnten Wasservögeln auch im oralen Abschnitt des Ösophagus zahlreiche tubulöse Drüsen, die vornehmlich an seinen vorspringenden Falten stehen (Fig. A *oe*).

Aramides cayanae P. L. S. MÜLL.

Die Cayenneralle weist alle in der Mundhöhle der Vögel gewöhnlich vorkommenden Drüsengruppen auf, jedenfalls auch eine Anpassung an ihre Nahrung, die sich neben Insecten und deren Larven, Würmern auch aus Grassamen zusammensetzt, der ein Befechten mit Speichel notwendig macht.

Im Unterkiefer breiten sich zwei Gruppen der Gl. mandibulares aus. Die vordere zieht sich in ihrer ganzen Länge unter dem Dentale entlang, aus mehreren über- und nebengeordneten Schläuchen bestehend. Ihre zahlreichen Drüsenöffnungen liegen in Längsreihen in der Nähe des Unterschnabelrandes.

Die Gl. mandibulares posteriores stellen eine zusammenhangslose Drüsengruppe dar, die sich von der Höhe der caudalen Hälfte der vorderen Gruppe nach innen zu bis zum hinteren Mundhöhlenboden erstreckt. Die Drüsen sind in Längsreihen von durchschnittlich 1 mm Breite angeordnet. Jederseits der Zunge finden sich deren 5—6, die oralwärts konvergieren. Je ein Drüsenstreifen begrenzt seitlich den Kehlkopf.

Die Gl. linguales inferiores sind nicht zahlreich vertreten.

Die Gl. linguales posteriores stehen in enger Verbindung mit den Gl. mandibulares posteriores. Erstere bilden auf dem ganzen Zungengrund ein zusammenhängendes Drüsenfeld, dessen Öffnungen etwas größer als die der hinteren Unterkieferdrüsen sind.

Die kleine Gruppe der Gl. cricoarytaenoideae befindet sich am vorderen Rande der Kehlkopfspalte.

Eine ebenfalls geringe Ausdehnung besitzen die Gl. maxillares, oralwärts von der engen Choanenspalte gelegen. Sie sind zusammen 3—3,5 mm breit und knapp 1 cm lang.

Die Gl. palatinae posteriores stehen verhältnismäßig dicht an den Gaumenpapillen.

Am stärksten sind die Gl. pterygoideae entwickelt; sie haben sehr viele, feine, dicht nebeneinanderstehende Mündungen.

Unter dem Jugale findet sich die Gl. angularis oris in Form eines schmalen, gleichschenkligen Dreiecks von 0,7 cm Höhe und einer im Mundwinkel 3—4 mm breiten Basis. Sie mündet mit einer Öffnung, die dicht am Schnabelrande liegt. Auf der Grenze zwischen Gaumen- und Mundbodenschleimhaut, also in der Mundwinkelfalte, befindet sich noch eine Anzahl kleinerer Drüsen, die in ihrer An-

ordnung und den feinen Öffnungen den Gl. mandibulares posteriores gleichen.

Cygnus melanocoryphus MOL.

Die Entenvögel, mit Ausnahme des Flamingos, ernähren sich sowohl von pflanzlicher als auch von tierischer Nahrung. Für den Schwarzhalssschwan, *Cygnus melanocoryphus*, kommen z. B. Wurzeln, Blätter, Sämereien, Kerbtiere, Würmer, Muscheln, Fische in Betracht. Er zeigt dieselben Speicheldrüsengruppen wie *Aramides cayana*.

Die schwach entwickelten Gl. mandibulares anteriores im Unterkieferwinkel sind sehr dünn und daher kaum wahrnehmbar (Fig. C *ma*). Die Länge schwankt zwischen 1,3 – 1,5 cm, die Breite beträgt je 0,2 cm. Die Drüsenhälften sind ungleich groß. Die wenigen Drüsen, teilweise vollständig isoliert, gehören dem zusammengesetzt-tubulösen Typus an, allerdings sind kaum größere Drüsenläppchen vorhanden.

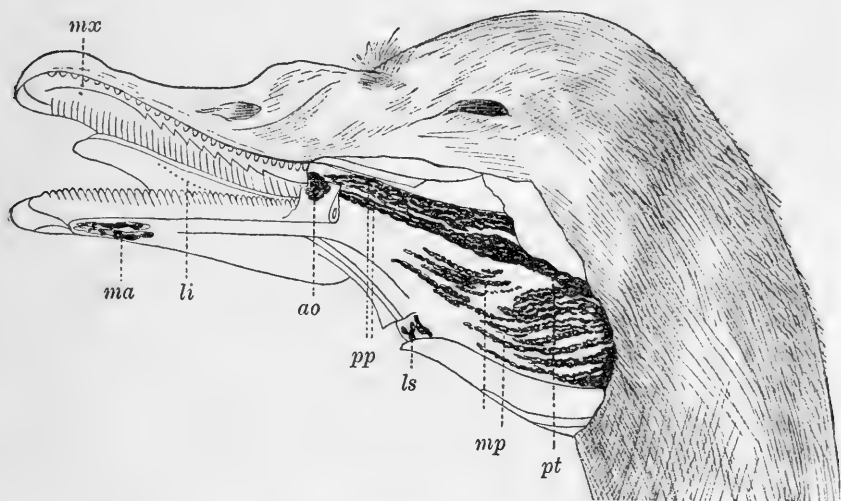


Fig. C. *Cygnus melanocoryphus* MOL. Kopf 2:3,
Speicheldrüsen schematisiert.

Eine ungleich stärkere Ausbildung haben die Gl. mandibulares posteriores erfahren (Fig. C *mp*). Sie bestehen aus größeren oder kleineren Drüsen, die sich durch ihr knolliges Aussehen gut von der Unterschnabelhaut abheben. Mit Abgrenzung kleiner Gruppen sind sie in Längsreihen angeordnet. Ich habe den ganzen Drüsen-

komplex wegen der die Längsreihen stets verbindenden Drüsen nicht in verschiedene Teile gesondert. Die ungleich langen Reihen sind meist etwas gebogen. Am Anfang und am Ende derselben stehen gewöhnlich kleinere Drüsen als im mittleren Abschnitt. Die größten Reihen erreichen eine Länge bis zu 3 cm. Entsprechend der Drüsenlage ist die Mundbodenschleimhaut mit vielen feinen Öffnungen durchsetzt; so zählte ich z. B. an einer 2 cm langen Reihe deren 19. Diese Drüsen sind meistens verästelt-tubulös, von einer starken Bindegewebskapsel umgeben, die nach den einzelnen Tubuli breite, sie umschließende Züge entsendet.

Die Gl. linguales inferiores beginnen vom zweiten Zungendrittel an (Fig. C *li*). Ihre 20—22 Öffnungen treten deutlich hervor in einer schwach nach unten und dann nach der Zungenoberfläche zu gebogenen Linie bis zur Papillenabgrenzung. Jede Drüse ist stark entwickelt. Ihre Längen betragen 1,9—2,4 mm, ihre Breiten 0,9 bis 1,1 mm. In einem Fettpolster zwischen Zungenoberfläche und dem Entoglossum eingebettet, verlaufen sie jener parallel und stehen, abgesehen von geringen Krümmungen, auf dieser senkrecht. Jede Drüse ist von einer dicken Bindegewebskapsel eingeschlossen. Auf Längsschnitten sieht man einen breiten Zentralkanal, der dicht aneinandergelegene Tubuli entsendet. Die Breite jeder Drüse nimmt im oralen Abschnitt allmählich ab. Die Mündungsstelle ist meist 0,2 mm breit.

Die Gl. linguales superiores wurden vom Prinzen LUDWIG FERDINAND von Bayern (1884a, p. 75) für *Cygnus* als je eine große Gl. lingualis beschrieben, die an der Zungenwurzel unterhalb des lateralen Randes liege, eine zusammenhängende Gruppe von Acini darstelle und mit Ausführgängen am Boden der Mundhöhle münde. Bei *Cygnus melanocoryphus* treten sie nach Entfernung der Zungenbeinhörner nur als eine kleine, jedoch verhältnismäßig dicke Anhäufung am zugespitzten Kehlkopfende zutage (Fig. C *ls*). Sie sind ebenso wie die Gl. linguales inferiores zusammengesetzt-tubulös, einige dagegen verästelt-tubulös. Die wenigen Öffnungen sind zwischen den Papillen des Zungengrundes zu sehen.

Die Gl. cricoarytaenoideae gleichen in ihrem geringen Zusammenhang den vorderen Unterkieferdrüsen. Die teils runden, teils länglichen, verästelt-tubulösen Drüsen sind nur am vorderen Kehlkopfende zu bemerken.

Cygnus melanocoryphus läßt stark entwickelte Gl. maxillares erkennen. Die Mündungen (Fig. C *mx*) sind hier wie auch bei allen

übrigen zu besprechenden Formen in der Nähe der Oberschnabelspitze anzutreffen, bei *Cygnus* 1,1 cm von der Spitze und 0,3 cm voneinander entfernt. Bei vorsichtigem Abpräparieren der Schnabelhornhaut sieht man die beiden 7 cm langen Drüsenschläuche dicht zu Seiten der Mittellinie verlaufen. Die orale Breite von je 1,2 mm wächst am caudalen Ende an der Choanenspalte auf 1,5 mm an. In der Höhe der Drüsenöffnungen verästeln sich die Gl. maxillares bis zur Peripherie des Schnabels. Sie besitzen mächtig entwickelte Drüsenlappen, die am zahlreichsten in der nach der Hornhaut zu gelegenen Submucosa sind. Jede Drüse ist zusammengesetzt-tubulös; vom Hauptsammelgang gehen Nebensammelgänge verschiedener Ordnungen aus, so daß diese Drüsenmasse einen äußerst komplizierten Bau aufweist. Im Verlauf wechselt die Weite der Lumina ungemein, gleiches gilt von der Länge der Nebensammelgänge. Auf das abweichend gebaute Epithel in Haupt- und Nebensammelgängen komme ich am Ende der Besprechung über Entenvögel zurück.

Die Gl. palatinae posteriores sind einschließlich der Gl. pterygoideae durch ihre starke Ausbildung bemerkenswert; denn sie stellen ein Drüsenfeld von 4,5 cm Länge und je 1,5 cm Breite dar. Die Drüsenöffnungen sind vom Beginne der Choanenspalte an bis zu den Rachenpapillen in Längsreihen angeordnet; durchschnittlich kommen auf 4 qmm Fläche deren 6—7. Ein kleiner Teil der Drüsen gibt sein Secret an die Mundwinkelfalte ab. Trotz des äußeren Zusammenhanges beider Gruppen (Fig. C *pp* u. *pt*) unterscheide ich Gl. palatinae posteriores und pterygoideae, weil erstere eine geringere Anzahl von Mündungsstellen auf gleichgroßer Fläche aufweisen, und weil die Drüsenschicht der letzteren etwa doppelt so dick ist als die hinteren Gaumendrüsen, nämlich 0,3 cm. Beide gleichen sich im mannigfach verästelt-tubulösen Aufbau und in der reichen Durchsetzung mit Leucocyten.

Die Gl. angularis oris ähnelt in der traubigen Beschaffenheit der des Flamingo (Fig. C *ao*). Ihre Lage dicht am Mundwinkel ist von STANNIUS (1846, p. 297) für *Cygnus* beschrieben worden. Sie ist 0,5 cm breit und besitzt mehrere Öffnungen.

Anas boscas domestica L.

Die Ernährung ist dieselbe wie bei *Cygnus*. Lage und Anordnung der Drüsengruppen weichen wenig von der des Schwans ab.

Im allgemeinen gilt, daß fast alle Gruppen verhältnismäßig etwas größer sind.

Die beiden dünnen Lappen der Gl. mandibulares anteriores von je 2—2,5 cm Länge und 0,4—0,5 cm Maximalbreite grenzen vorn und seitlich an den Unterkiefer und stoßen in der Mittellinie zusammen (Fig. 1 *ma*), abgesehen von dem in eine Spitze auslaufenden Caudalabschnitt. Der vordere Teil der Gl. mandibulares anteriores ist durch übereinandergelagerte Drüsenläppchen dicker als der hintere, wo meist fünf schlauchförmig aussehende nebeneinander vorzufinden sind, von denen die innerste am längsten ist. Die Breite der Schlauchdrüsen beträgt 0,4—0,8 mm. Jede hat zusammengesetzt-tubulösen Bau oder, wie OWEN (1868, p. 147) berichtet, zusammengesetzte Struktur. Die Drüsenöffnungen liegen an der Mittellinie. [Über histologische Einzelheiten s. GRESCHIK (1913, p. 363).]

Die Gl. mandibulares posteriores sind nicht so leicht aufzufinden. Man präpariere vorsichtig von der Unterseite Haut und Muskulatur ab und entferne die Zungenbeinhörner dicht an deren Basis. Dann sieht man sowohl die in zahlreiche Einzelzüge aufgelösten Gl. mandibulares posteriores als auch die Gl. linguales superiores (Fig. 1 *mp* u. *ls*). Die Anordnung ersterer ist gehäufte als beim Schwan; ihre Drüsen sind stärker. Diese Gruppe kleidet den Mundhöhlenboden von der Höhe des Mundwinkels bis zum Ösophagus aus. Seitlich, nach den hinteren Gaumendrüsen zu, besteht ebenfalls keine scharfe Abgrenzung. Die sehr zahlreichen, kleinen Drüsenöffnungen sind hauptsächlich in den Furchen der Mundbodenschleimhaut zu finden (Fig. 3 *mp*).

Fig. 2 *li* zeigt die Anordnung der Drüsenöffnungen der Gl. linguales inferiores, je 23—28 an Zahl, von der zweiten Zungenhälfte an bis unter die erste Reihe der Zungenpapillen, bei STANNIUS (1846, p. 297, Anm. 2) als Folliculi linguales, bei PILLIET (1893, p. 473—476) in bezug auf ihre Lage kurz erwähnt.

Die paarigen Gl. linguales superiores schmiegen sich dem zugespitzten Kehlkopfende an und ziehen sich bis unter das Basihyale, im ganzen 2 cm lang und vorn 0,3 cm breit; das Caudalende ist zugespitzt. Die Drüsenöffnungen liegen in Längsreihen, die im mittleren Zungenrunde konvergieren (Fig. 3 *ls*).

Nur einige wenige Drüsen weisen die Gl. cricoarytaenoideae am mittleren und hinteren Kehlkopfspalt auf (Fig. 3 *cr*).

Die Mündungen der vorderen Gaumendrüsen sind 0,7 cm von der Schnabelspitze entfernt (Fig. 4 *mx*). Im Gegensatz zu HÖLTING

(1912, p. 26), der für die Länge je 1,5 cm angibt, habe ich an mehreren Exemplaren wenigstens je 6 cm gefunden.

PILLIET (1893, p. 473) spricht von den sehr reichlichen Drüsengruppen im mittleren Oberschnabel; jedenfalls meint er damit das sehr ausgedehnte Drüsenfeld der Gl. palato-pterygoideae, das überall 0,2—0,25 cm Dicke aufweist.

Die Gl. angularis oris gleicht der von *Aramides cayanae*; die Höhe des Dreiecks beträgt 0,8, die Basisbreite am Mundwinkel 0,6—0,7 cm. In mit Nelkenöl aufgehellten Mundwinkeldrüsen fand ich teils neun, teils zehn Drüsenläppchen, deren große Öffnungen sich in einer schwach gebogenen Linie hinzogen.

Anas querquedula L.

In Anbetracht der kleinen Körperform besitzt die Knäkente verhältnismäßig größere Speicheldrüsen als die Hausente. Da sie außer der gewöhnlichen Entennahrung noch viel Körnernahrung wie Gerste, Hafer, Hirse zu sich nimmt, so liegt hier wiederum eine treffliche Anpassungserscheinung vor.

Casarca casarca L.

Schöner tritt diese Beziehung bei der Rostgans zutage. Diese Ente zeichnet sich durch besonders starke Gaumen-, Mundwinkel- und Ösophagusdrüsen aus (Fig. 5 pp, ao, oe). Auch die vordere Unterkieferdrüse ist verhältnismäßig dicker als die der Hausente. Dieser Drüsenreichtum ist mit der Ernährung von *Casarca* begründet; denn wie BREHM (1911, Vögel, Bd. 1, p. 246) berichtet, hält sie sich auf saftigen Wiesen und mit jungem Getreide bestandenen Feldern auf, wo sie nach Gänseart weidet; Sümpfe werden von ihr gemieden. Die Gl. mandibulares anteriores weisen je 9 deutliche Drüsenöffnungen dicht an der Mediane auf. Am verhältnismäßig größten ist die Gl. angularis oris mit 2 cm Länge und der Maximalbreite von 0,4 cm im mittleren Abschnitt.

Anser anser domesticus L.

Über die Speicheldrüsen von *Anser* geben eine Reihe von Angaben, teils kürzerer, teils längerer Art, Aufschluß. Zu letzteren gehört vor allen die Besprechung in HÖLTING'S Inauguraldissertation (1912, p. 22—27). Da meine Befunde jedoch mit den seinen vielfach nicht übereinstimmen, gehe ich auf *Anser* nochmals ein.

Besonders finden die Unterkieferdrüsen mehrfach Beachtung. Nach CUVIER (1805, p. 220—222) handelt es sich bei der Gans nur um ein Paar kleiner, durch eine ziemlich große Anzahl von Öffnungen an der Mittellinie klebrigen Speichel absondernder Drüsen. Bei MECKEL (1829, p. 423—424) wird das Vorhandensein sämtlicher Drüsenpaare festgestellt (gleiches auch für *Anas*). Besondere Erwähnung finden bei ihm die paarigen, kleinen, hinteren Unterkieferdrüsen, die mit mehreren Gängen nach innen münden und die bedeutend entwickelten Zungendrüsen, deren Gestalt und Lage er ziemlich deutlich beschreibt (p. 404—405). Den gleichen Bau von einfachen Blindsäcken schreibt ihnen STANNIUS (1846, p. 297, Anm. 2) zu. Über ihre Anordnung in seitlichen Längsreihen spricht LEYDIG (1857, nach OPPEL, 1900, p. 181). Histologische Angaben über die Gl. mandibulares anteriores finden sich bei GRESCHIK (1913, p. 362 bis 363).

Als Maximallänge für die vordere Unterkieferdrüse habe ich nie über 2,5 cm gemessen, 3 cm (HÖLTING, 1912, p. 23) dünkt mir zu lang. Sie ist ferner nicht glatt, sondern hat infolge der regellos liegenden Lappen ein traubiges Aussehen, was schon nach Entfernung des Gefieders durch die Oberhaut hindurch sichtbar wird.

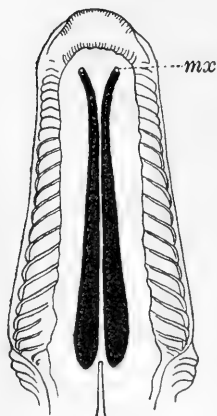


Fig. D.

Anser domesticus L.
Oberschnabel 3:4,
Gl. maxillares
schematisiert.

„Hintere Zungendrüsen“ (Gl. linguales superiores) sollen nicht vorhanden sein (p. 25); ich habe jedoch einige auf dem mittleren und hinteren Zungenrund an den allerdings kleinen Öffnungen feststellen können.

Ebenso verneint er auch das Vorhandensein vorderer Gaumendrüsen (p. 26). Die beiden ziemlich großen Mündungen der Gl. maxillares liegen 1—1,4 cm von der Schnabelspitze entfernt, in kleinen, muldenförmigen Vertiefungen (Fig. D *mx*). Von der Existenz dieser Drüsen kann man sich leicht durch Entfernung der Hornhaut überzeugen. Sie liegen im Mündungsgebiet in einiger Entfernung voneinander, rücken jedoch bald immer näher an die Mittellinie bis auf 0,5 mm Entfernung heran und liegen demnach nicht so nahe wie bei *Cygnus*. Die Gesamtlänge der Drüse bis zum Ende der Choanenspalte beträgt 6 cm; ihre Breite wächst von je 0,9 mm bis

zu 3—3,5 mm an. Wie beim Schwan ist schon das orale Ende reich verzweigt. Das Schnittbild zeigt einen ausgeprägten Hauptsammelgang, von welchem Drüsenlappen ausgehen, die selbst wieder zusammengesetzt-tubulöse Drüsen darstellen; jede ist von einer dichten Bindegewebskapsel umgeben.

Als durchschnittliche Dicke der Gl. palatinae posteriores habe ich 1,4—1,7 mm gefunden, entgegen HÖLTING's Angabe von 3 mm (p. 25). Meines Erachtens nach entsprechen sie nicht den Gl. maxillares palatinae des Huhnes (p. 25).

Die Gl. angularis oris, deren Verlauf am besten erst nach Entfernung des Dentale erkannt wird, ist eine 1,8 cm lange, gebogene Drüse von traubigem Aussehen. Sie ist durchschnittlich 4 mm breit und 2 mm dick. Der dem Mundwinkel angrenzende Teil verläuft außerhalb vom Dentale, legt sich dann über dieses herüber und zieht sich hinter diesem und parallel demselben zu den Gaumendrüsen hin.

Das schon bei *Cygnus* erwähnte abweichend gebaute Epithel der Ausführungsgänge in den vorderen Gaumendrüsen habe ich in derselben Gruppe auch bei *Anser domesticus* und *Anas domestica* gefunden, das gleiche Epithel auch in den vorderen Unterkieferdrüsen dieser Vögel. (Die übrigen Entenvögel habe ich nicht daraufhin untersucht, weil das Material sich für Schnitte nicht eignete.) Bei GRESCHIK findet man in der histologischen Beschreibung der Gl. mandibulares von der Hausgans zweierlei Zellen erwähnt, mucinerfüllte, bei Anwendung von sauren Farbstoffen farblose Zellen im basalen Tubulus, die in cylindrische, den sauren Farbstoff aufnehmende Epithelzellen übergehen (p. 362). Bei der Hausente hat er letztere nicht gefunden (p. 363). Diese Zellen hält er für ruhende. Ich muß das verneinen, denn ich habe secernierende Zellen unter ihnen in großer Anzahl angetroffen. Bei Lichtgrün-Mucikarmin-Färbung habe ich Zellen gefunden, die ein hellgrünes Secret in Form von zerfetzten, unregelmäßigen Blasen abschieden, ferner solches, das neben grünen häufig rote Granula mit sich führte, teilweise auch rot umrandet war, also neben saurem auch basisches Secret, Mucin enthielt. Das grüne Secret stammt von Zellen, die bei Lichtgrün-Mucikarminfärbung nur den sauren, grünen Farbstoff annahmen und selbst nach tagelangem Verweilen in Mucikarmin nur helle, ungefärbte Granula aufwiesen. Die Mehrzahl der Cylinderepithelzellen der Ausführungsgänge jedoch zeigte neben grüner Färbung am Lumenrande rote Schleimgranula, einzeln und zu mehreren vorkommend,

Wasser- und Sumpfvögel.

◆◆◆ durch zwei Felder bedeutet zwei zusammenhängende Gruppen.

Vogel	Gl. mandibulares		Gl. linguales		Gl. crico-arytaenoideae	Gl. palatinae		Gl. pterygoideae	Gl. angularis oris
	anteriores	posteriores	inferiores	superiores		maxillares	posteriores		
<i>Plotus ankinga</i> L.									
<i>Ardea cinerea</i> L.			◆◆◆						
<i>Xenorhynchus asiaticus</i> LATH.					◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆		◆◆◆
<i>Phoenicopterus roseus</i> L.						◆◆◆	◆◆	◆◆	◆◆◆
<i>Aramides cayanae</i> P. L. S. MÜLL.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Cygnus melanocoryphus</i> MOL.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Anas domestica</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆	◆◆	◆◆◆
<i>Anas querquedula</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆	◆◆	◆◆◆
<i>Casarca casarca</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆	◆◆	◆◆◆
<i>Anser domesticus</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆	◆◆	◆◆◆

oft bis zur Grenze der Sichtbarkeit hinab, ferner oft einen dünnen, roten Randschleimstrich oder sogar kleine, rote Schleimbecher. Im Lumen der Gänge fand ich die grünroten, körneligen Secretmassen mit dem fädigen, roten Schleim vermischt. Auf die Verschiedenheiten im Bau von „mucinhaltigen“ und „mucinbildenden“ Zellen sowie auf deren Deutung, ob es sich um verschiedene Funktions-

stadien (GRESCHIK, 1913, p. 363) handelt oder nicht, komme ich anschließend an den Abschnitt über die Speicheldrüsen der Finken zu sprechen. Vorweg möchte ich die große Ähnlichkeit betonen, die die Schnittbilder der Ausführungsgänge bei Schwan, Ente, Gans und Finken in den oben erwähnten Drüsen bei gleichen Färbungen aufweisen.

Leider standen mir ganze Gruppen aus den Ordnungen der Schwimm- und Watvögel nicht zur Verfügung, also Formen, die vielleicht zwischen die ersten fünf beschriebenen Vögel zu stellen gewesen wären. Die nach Art der Gänse lebende Rostgans und die Gänse selbst sind schon nicht mehr als eigentliche Wasservögel aufzufassen; die starke Drüsenausbildung leitet zu den Landvögeln mit trockener Nahrung über.

II. Körner-, Beeren-, Insectenfresser.

Von verhältnismäßig gleicher Stärke wie die Speicheldrüsen der Lamellirostres sind diejenigen von *Ortalis ruficauda* JARD. und *Eulabes javanensis* OSBECK, aus der Reihe der Körner-, Beeren-, Insectenfresser. Beide haben durchschnittlich übereinstimmende Drüsengruppen, abgesehen von dieser oder jener, die bei dem einen oder anderen etwas abweichend erscheint. Beide gehören verschiedenen Ordnungen an; das in Venezuela heimische Rotsteißguanahuhn, *Ortalis ruficauda* JARD., wird den Galliformes, der große Beo, *Eulabes javanensis* OSBECK, den Passeriformes zugezählt.

Ortalis ruficauda JARD.

Die Anordnung der Unterkieferdrüsen ist bei beiden Vögeln dieselbe wie bei den Entenvögeln. Die Gl. mandibulares anteriores besitzen bei *Ortalis* die Form gleichschenkliger Dreiecke (Fig. Ea ma), deren Basis vom Dentale bis zum Unterkieferwinkel begrenzt ist, deren eine Seitenkante an der Mittellinie liegt. Jede besteht aus zahlreichen, größeren oder kleineren, dem Schnabelrand ungefähr parallel verlaufenden, 0,5 mm breiten Drüsenschläuchen, die besonders im caudalen Zipfel deutlicher werden, da sie hier nicht so gehäuft sind. Im Kieferwinkel stehen rundliche oder längliche Drüsen dicht zusammen, teilweise übereinander. Die Öffnungen reihen sich hintereinander an der Mediane. Länge und Maximalbreite dieser Unterkieferdrüsen ist 1,8 und je 0,5 cm. Zwischen Drüse und Schnabelrand finden sich außerdem mehrere rundliche kleine Drüsen.

Die Gl. mandibulares posteriores (Fig. Ea mp) mit 10—11 mm Länge und 2 mm Breite werden von mehreren kleinen, meist zur Längsrichtung quergestellten, ovalen Drüsen gebildet, die sich den Zungenbeinhörnern dicht anschließen.

Zwischen den Unterkieferdrüsengruppen sind noch viele Drüsen zu bemerken, die weder zur vorderen noch zur hinteren Gruppe zu stellen sind, jedoch wegen ihrer Kleinheit und Unregelmäßigkeit keine selbständige Abteilung darstellen.

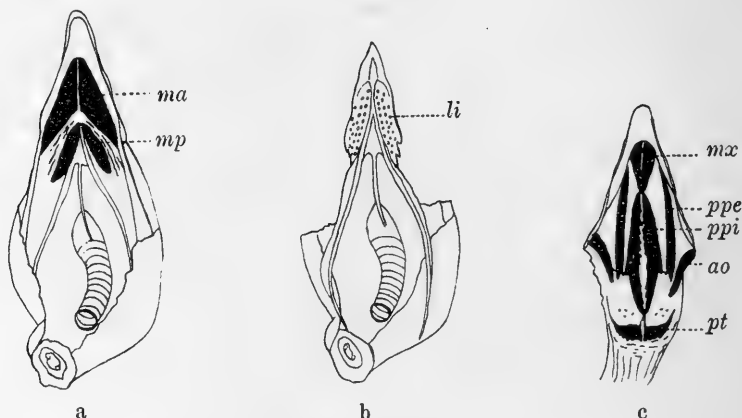


Fig. E. *Ortalis ruficauda* JARD.

a Unterschnabel, Gl. mandibulares schematisiert.

b Zunge von unten, Drüsenöffnungen vergrößert.

c Oberschnabel, alle 3:4, Speicheldrüsen schematisiert.

Die Zungendrüsen treten stark entwickelt auf. Die Gl. linguales inferiores zeigen, wie Fig. Eb li andeutet, insofern eine Abweichung in der Anordnung, als sie auf der ganzen Unterzungenfläche mit etwa 100 großen Öffnungen vertreten sind. Nur das erste Zungenviertel ist drüsenfrei.

Die Gl. linguales superiores erstrecken sich in dichtgedrängter Folge von den Zungenpapillen bis zur Kehlkopfspitze; auf 1 qmm Zungenrund fand ich 5—6 Öffnungen.

Die Gl. cricoarytaenoideae erscheinen in je 2 Längsreihen, die eine dicht an der Larynxspalte, die andere seitlich von ihr, jede mit 12—13 großen Drüsenmündungen. In dem dazwischenliegenden Abschnitt ist keine Drüse zu bemerken.

Von allen untersuchten Formen habe ich die vordere Gaumendrüse nur bei *Ortalis ruficauda* (und *Caprimulgus europaeus*) abweichend

gebaut gefunden; an Stelle der beiden strangförmigen Drüsen an der Mittellinie wird jede Gl. maxillaris von mehreren unregelmäßig gelappten, meist rundlichen Drüsen zusammengesetzt; wenigstens je 5 Öffnungen liegen hintereinander an der Mediane. Die Gruppe, die sich vom Zwischenkieferwinkel bis zur Choanenspalte ausdehnt, ist 0,8 cm lang und je 1,5—2 mm breit (Fig. Ec *mx*).

Die Gl. palatinae posteriores lassen 2 deutlich gesonderte Untergruppen erkennen. Die äußere beginnt ziemlich vorn (Fig. Ec *ppe*) und reicht bis zu den Gaumenpapillen, wo sie 0,2 cm breit wird. Die innere (Fig. Ec *ppi*), stärker ausgebildete, zieht sich an der ganzen Choanenspalte entlang. An den Gaumenpapillen ist sie breiter und dicker als am caudalen Ende. Die Anzahl der Drüsenöffnungen ist auf 1 qmm bei beiden Reihen ungefähr 5.

Die Gl. pterygoideae (Fig. Ec *pt*) kommen an der Infundibularspalte als 3 mm lange, 5 mm breite Drüsenfläche vor. Ihre Öffnungen sind nicht gerade so zahlreich wie bei den Gl. palatinae posteriores.

Auf der Grenze zwischen Mundhöhlenboden und -dach, teils noch auf dem Gaumendach liegend, breitet sich die aus vielen Drüsen bestehende 8 mm lange, 2 mm breite Gl. angularis oris aus (Fig. Ec *ao*).

Eulabes javanensis OSBECK.

Die Gl. mandibulares ziehen sich vollständig unter dem Dentale bis zum Kieferwinkel hin (Fig. F *ma*). Jede Hälfte ist 3 cm lang. Im oralen Abschnitt schmal beginnend, wächst sie am Ende auf 0,3 cm Breite an. Daß sie aus äußerst zahlreichen Drüsen sich zusammensetzt, sieht man an ihren vielen feinen Öffnungen, die, in Längsreihen stehend, auf 1 qmm zu 10—12 vorkommen.

Die Gl. mandibulares posteriores (Fig. F *mp*) stehen durch kleinere Drüsen, die in Fig. F der Übersichtlichkeit wegen fortgelassen sind, mit den vorderen in Verbindung. Die Gruppe mißt 2 cm in der Länge, 0,2 cm in der Breite in der Mitte. Ich zählte 35 Öffnungen jederseits.

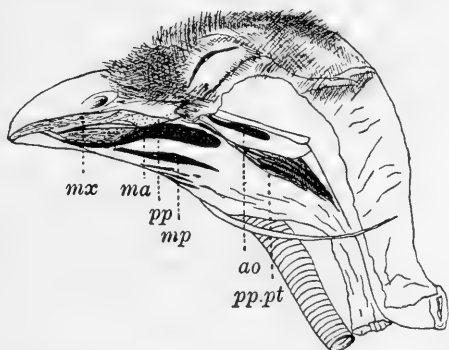


Fig. F. *Eulabes javanensis* OSBECK.
Kopf 3:4, Speicheldrüsen schematisiert.

III. Körnerfresser.

Ganz besonders ist die Frage zu beachten, wie die Speicheldrüsen bei den Körnerfressern beschaffen sind. Daß sie bei ihnen bedeutend sein müssen, liegt nahe. TIEDEMANN (1810, p. 393) sagt allgemein, daß Vögel, von vegetabilischer Nahrung lebend, die größten Speicheldrüsen haben. ELLENBERGER u. HOFMEISTER (1881, nach OPPEL 1900, p. 554) und MARSHALL (1895, p. 268) sprechen den Körnerfressern die am stärksten entwickelten Speicheldrüsen zu. Ich habe eine Anzahl von ihnen untersucht und muß jene Angabe bestätigen.

Von den Passeriformes (= Passerinae = Passeres), zu denen auch die Körnerfresser zählen, werden bei GADOW (1879, p. 167) die gut entwickelten, am hinteren Unterkieferwinkel befindlichen Parotiden (Gl. angularis oris) erwähnt [gleiches von CHOLODKOWSKY (1892, p. 253)], Gl. submaxillares (mandibulares) seien nicht vorhanden. Bei demselben Untersucher (1891, p. 663) wird das Vorhandensein der Gl. sublinguales (mandibulares posteriores) verneint, dem ich, unter Ausnahme von *Columba domestica* und *oenas*, beistimme. RANVIER (1884) gibt für Sperlingsvögel an der Zungenbasis befindliche, mehr oder weniger beträchtliche, zusammengesetzte Bläschen an.

Über die Oscines im besonderen (zu denen auch die im IV. Abschnitt behandelten Insectenfresser rechnen) macht NITZSCH (1862, p. 402) kurze Angaben, nämlich daß Singvögel statt der im vorderen Kinnwinkel befindlichen gewöhnlichen, breiten Drüsenmasse 2, meist 3 längliche Gulardrüsen (Gl. mandibulares anteriores) besäßen und lange, schwächliche, unter dem Jochbogen liegende Mundwinkeldrüsen, Angaben, die im wesentlichen auch für die von mir beschriebenen Speicheldrüsen bei Körner- und Insectenfressern zutreffen. Daß die Singvögel schwach entwickelte Speicheldrüsen haben, wie MECKEL (1829, p. 479) sagt, ist in dieser allgemeinen Fassung nicht richtig, da es nicht auf die dazu gehörenden Fringilliden paßt.

Columba livia domestica L.

Bei GADOW (1879, p. 142) findet sich nur die kurze Notiz, daß Submaxillares und Parotides vorhanden seien, bei MECKEL (1829, p. 457) eine Beschreibung der Gl. angularis oris. In VOGT u. YUNG's Lehrbuch (1894, p. 785—788) dagegen wurden bei Darstellung der anatomischen Verhältnisse der Haustaube deren Speicheldrüsen ein-

gehender beschrieben und größtenteils abgebildet. Ich kann mich daher auf einige Ergänzungen beschränken.

Der ganze vordere Teil des Mundhöhlenbodens wird von den 1,5 cm langen Gl. mandibulares anteriores eingenommen. Jede Hälfte erscheint im Kieferwinkel spitz und verbreitert sich bis zu 0,4 cm.

Die Gl. mandibulares posteriores sind 0,5 cm lange, 0,1 cm breite Drüsen, die, knapp 0,1 cm nach innen liegend, am caudalen Ende der vorigen Gruppe beginnen. Sie umfassen meist je 15 senkrecht zur Medianebene gerichtete Drüsen.

Die unter den Zungenbeinhörnern liegenden Gl. linguales superiores bestehen aus einem unpaaren, auf dem Zungenrunde ausmündenden und einem paarigen caudalen Abschnitt, dessen Drüsenöffnungen sich bogenförmig um das orale Kehlkopfbende herumziehen, von 0,4 cm Gesamtlänge; einer der paarigen Drüsenäste ist 0,1 cm breit.

Die Gl. cricoarytaenoideae bedecken eine 0,3 cm lange und durchschnittlich 0,15 cm breite Fläche.

Die Mündungen der Gl. maxillares sind in 1 cm Entfernung von der Schnabelspitze in 2 Rillen dicht an der Mittellinie zu sehen.

Die Gl. palatinae posteriores erscheinen als streifenförmige äußere und innere Gruppe, durch je 1 mm Abstand getrennt. Sie setzen sich aus rundlichen Drüsen zusammen. Die äußere Gruppe ist 1,2, die kürzere innere 0,6 mm breit.

Die Gl. angularis oris hebt sich als 0,4 cm lange und 0,3 cm breite, ziemlich dicke Drüse gut von der Submucosa ab.

Columba oenas L.

Im allgemeinen verhalten sich die Drüsengruppen der Wildtaube in Lagerung und Form wie die der Haustaube. Bemerkenswert ist die stärkere Ausbildung bei ersterer in folgenden Gruppen.

Die Gl. mandibulares anteriores sind 2,2 cm lang, allerdings etwas schmaler als die von *Columba domestica*.

Die Gl. linguales inferiores mit ihren je 15—20 Öffnungen erstrecken sich fast von der Zungenspitze an bis zu den abgrenzenden Papillen.

Die Gl. cricoarytaenoideae stehen an den Kehlkopfpapillen am dichtesten und ziehen sich an den äußeren Larynxrändern 0,5 cm oralwärts entlang, einen Drüsenstreifen mit je 9 Öffnungen bildend.

Passer domesticus L.

Bei allen von mir untersuchten Finken enthält der Unterkiefer 3 Paar paralleler Drüsengruppen, die ich wegen ihrer fast auf gleicher Höhe befindlichen Lage als Gl. mandibulares externaes, mediales und internaes bezeichne.

Die 7 mm langen Gl. mandibulares externaes werden vollständig vom Dentale bedeckt, das man bei der Präparation am besten entfernt. Sie verbreitern sich am caudalen Ende auf 1 mm. Die Gruppe enthält mehrere längliche, dem Dentale parallel verlaufende, dicht nebeneinanderliegende Schläuche. Alle nehmen caudalwärts um ein Weniges an Breite zu; im Maximum ist jeder Schlauch 0,3 mm breit.

Im Abstand von 1,5 mm nach innen treten die Gl. mandibulares mediales auf, die unter den Unterkieferdrüsen am größten sind; denn ihre Gesamtlänge beträgt 7—8 mm. In der oralen Hälfte ist die Gruppe dick und rundlich, bis zu 1,5 mm breit, in der caudalen verschmälert sie sich zipfelartig bis auf 0,5 mm. Im vorderen Teil zeigt die mittlere Gruppe schräg zur Medianebene angeordnete, dicht aneinandergelagerte Drüsen mit Öffnungen an der Mittellinie, eine Lagerung, wie sie ungefähr in Fig. N für die Gl. mandibularis medialis von *Parus cristatus* dargestellt ist. Die länglichen, in ihrem Mündungsabschnitt schmalen Drüsen sind am Ende sanft abgerundet. Der hintere Teil wird von meist länglichen, senkrecht auf der Mittelebene stehenden Drüsen gebildet, die zunächst zu zweien nebeneinander, caudaler einzeln hintereinander liegen. Diese Partie liegt schon im Gebiet der sehr kleinen Gl. oesophagi.

Die Gl. mandibulares internaes, die kleinste der Gruppen, beginnen 2 mm nach innen und 1 mm tiefer als die vorhergehenden Drüsen und haben ihren Platz an den Zungenbeinhörnern. Sie sind 3,5—4 mm lang, bis zu 0,5 mm breit und setzen sich aus 1—2 länglichen Drüsen, die denen des oralen Abschnitts der Gl. mandibularis medialis ähneln, und einigen kleinern zusammen.

Die schlauchförmigen Drüsen aller Gl. mandibulares gehören dem zusammengesetzt-, die kleineren dem verästelt-tubulösen Bau an. Erstere haben an der Mündung oder deren Nähe einen weiten Sammelgang, der durch vorspringende Falten seine absondernde Fläche vergrößert. Der verästelt-tubulöse Typus herrscht vor, erst caudalwärts geht er in den zusammengesetzten über. Wie ein Vergleich mit *Passer montanus* zeigt (GRESCHIK, 1913, p. 359—360), be-

steht bezüglich der Form der Unterkieferdrüsen der beiden Sperlingsarten kein Unterschied.

Alle Schlauchdrüsen färbten sich bei Anwendung von Thionin und Eosin mehr rot als blau, weichen demnach in der färberischen Reaktion auf Schleim etwas ab. Dieses Verhalten muß nicht notwendigerweise den Eindruck hervorrufen, als ob es sich bei diesen Drüsen, wenigstens bei der Mehrzahl ihrer Zellen, um andere als um mucinliefernde handele. Wie HOYER (1890, p. 359—360) betont, weise die Färbung Mucin, nicht reines Mucin, nach, das fertige, schleimige Secret sei nicht reines, einheitliches Mucin, sondern stelle ein Gemenge verschiedener, wenn auch nahe verwandter Stoffe dar. Jene rotblauen Zellen besitzen den für typische Schleimzellen charakteristischen, mehr oder weniger platten, wandständigen Kern. Von ihnen grundverschieden sind solche mit rundem mittelständigem Kern und reiner Rotfärbung, die ich vereinzelt zwischen den Schleimzellen der Gl. mandibulares gefunden habe (Fig. 20, mittlere Zelle), über welche ich noch berichten werde. Die Schleimzellen besitzen einen dichten Plasmamantel, der besonders nach dem Lumen zu reichlich Öffnungen zeigt, aus welchen der Schleim herausquillt und dann der Zelle wie eine helle Kappe aufsitzt.

Die Gl. linguales inferiores konnte ich erst durch Schneiden feststellen. Sie verlaufen streifenförmig näher der Zungenoberseite als den Zungenrändern.

Die Gl. linguales superiores bedecken den ganzen Zungengrund, von der Kehlkopfspalte an bis über die Zungenfläche, das vordere Drittel ausgenommen. Daß sie eine aus zahlreichen Einzeldrüsen bestehende Gruppe bilden, beweist ein Stückchen vom Zungengrund, das mit Nelkenöl aufgeheilt wurde (Fig. G). Es zeigt fast gleichmäßig verteilte, runde Drüsen mit deutlicher Öffnung, deren wenigstens 10 auf 1 qmm kommen.



Fig. G. *Passer domesticus* L.

Teil des Zungengrundes (aufgeheilt), mit dem ABBE'schen Zeichenapparat gezeichnet. 135:1.

Beide Gruppen der Gl. linguales erweisen sich größtenteils als zusammengesetzt-tubulös. Die Gl. linguales superiores sind ausgezeichnet durch lange, mannigfach gewundene Haupt- und Nebensammelgänge. Beide haben außer dem Schleimepithel abweichendes Epithel in den Ausführungsgängen.

Die Gl. cricoarytaenoideae lassen sich einzeln an der Larynxspalte und dichter an den Kehlkopfpapillen nachweisen. Sie stoßen auf der vorderen Kehlkopfhälfte an die Fortsetzung der Gl. linguales superiores an, da sich letztere noch in einem 0,2—0,3 mm breiten Streifen bis dorthin ziehen. Der Bau ist der gleiche wie bei den Zungendrüsen.

Die Mündungen der Gl. maxillares finden sich in 1 cm Abstand von der Schnabelspitze. Die Drüsenstränge erstrecken sich in fast gerader Richtung durch das mittlere Gaumenfeld, bis etwa 4 mm von den caudalen Rachenpapillen entfernt. Der Thionin-Eosinfärbung gegenüber verhalten sie sich ebenso wie die Gl. mandibulares. Das noch am caudalen Ende vorhandene weite Hauptlumen wird ebenso wie die Nebenumina von Drüsenzellen begrenzt, die bedeutend niedriger und ferner besser als gewöhnliche Schleimzellen fixiert sind.

Die Gl. palatinae posteriores liegen im mittleren Gaumenfeld an der Choanenspalte am dichtesten, wo sie besonders große Drüsenläppchen ausbilden. Oral- und caudalwärts gehen sie in gleichmäßig dünne Drüschichten über, die erst wieder an den Rachenpapillen als Gl. pterygoideae dicker werden und hier doppelt so tief in der Submucosa liegen, nämlich 0,3 mm, wie bei den hinteren Gaumendrüsen. Die Gl. palatinae posteriores und pterygoideae sind hauptsächlich rundlich und verästelt-tubulös. Letztere enthalten im Gebiet der Infundibularspalte außerordentlich viel Leucocyten.

Über die besonders starke Ausbildung der Gl. angularis oris bei gewissen Fringilliden, über ihre Ausdehnung vom Mundwinkel bis fast zur Ohröffnung und den stark verdickten hinteren, eigentlich drüsigen Teil berichtet CHOŁODKOWSKY (1892, p. 253). Bei *Passer domesticus* ist sie keulenförmig angeschwollen, 7 mm lang, an der Mündung 0,25, am distalen Ende 1,4 mm breit, wo sie sich in zahlreiche Läppchen sondert. Die zusammengesetzt-tubulöse Mundwinkeldrüse enthält hier einzelne Zellen mit mittelständigem Kern, die den sauren Anilinfarbstoff angenommen haben.

Eine Zusammenstellung der Drüsenmodifikationen bei *Passer domesticus* ergibt folgendes: nur typisches Schleimepithel allein besitzen die Gl. palatinae posteriores und pterygoideae. Die Gl. linguales und cricoarytaenoideae weisen neben diesem noch abweichend gebautes und gefärbtes Epithel in den Gängen auf, das bei den Gl. mandibulares und angularis oris unter den mukösen Zellen vereinzelt vorkommt. Die Gl. maxillares und die Schlauch-

drüsen der Gl. mandibulares enthalten ein Schleimepithel, das durch geringe Färbungsunterschiede vom gewöhnlichen abweicht.

Bei 8 Tage alten Jungen von *Passer domesticus* habe ich gefunden, daß die äußere Unterkieferdrüse im Gegensatz zum erwachsenen Vogel so groß wie die mittlere ist, aus drei deutlich gesonderten Längsschläuchen besteht, deren mittlerer 7 mm lang ist. Diese Maße lehren, daß eine Größenzunahme dieser Drüse kaum stattfindet.

Fringilla coelebs L.

In der HÖLTING'schen Bearbeitung von *Fringilla coelebs* (1912, p. 34—35) fehlen Angaben hauptsächlich über die Gl. linguales, cricoarytaenoideae, maxillares und pterygoideae; ob HÖLTING letztere zu den „Gaumendrüsen“ zählte und daher nicht besonders erwähnte, ist aus seiner Arbeit nicht zu entnehmen. Er teilt die Unterkieferdrüsen in „obere“ und „untere“ ein, deren jeder er 0,5 cm Länge und 2 mm Breite zuschreibt. Er hat dabei die innere Gruppe übersehen; ferner sind die angegebenen Drüsenausdehnungen von den von mir gefundenen Werten verschieden. Besonders halte ich die Breite von 2 mm für zu hoch gegriffen.

Die Gruppen beginnen fast alle in gleicher Höhe oralwärts, 1,5 mm voneinander entfernt; ihre Enden laufen in Spitzen aus (Fig. Ha).

Der vordere Abschnitt der Gl. mandibularis externa (*me*) wird teilweise vom Dentale überdeckt. Die Länge ist 8, die Breite in der Mitte 0,8—1 mm. Sie besteht aus wenigen, fast durch die ganze Gruppe durchziehenden Schläuchen, deren Breite zwischen 0,3—0,4 mm schwankt. GRESCHIK (1913, p. 360) gibt als einziges Charakteristikum „nicht sehr lange Schläuche“ an.

An der Gl. mandibularis medialis (*mm*) kann man deutlich den zur Längsrichtung schräg gestellten Verlauf der Einzeldrüsen erkennen. Ihre Länge beträgt die Hälfte der vorigen Gruppe, ihre Breite ist die gleiche. Die zylindrischen Drüsen von wechselnder Länge und durchschnittlicher Breite von 0,2 mm liegen in der Mitte zu 3—5 nebeneinander, am caudalen Ende einzeln.

Die Gl. mandibularis interna (*mi*) ist mit ihrer geringen Breite von 0,5 mm leicht zu übersehen. Sie findet sich oralwärts vom Ansatz der Zungenbeinhörner ans Zungenbein. Sie ist ebenso lang wie die Gl. mandibularis medialis. Das aufgehellte Totalpräparat zeigt 2—3 schmale, kurze, dicht zusammen liegende Drüsen.

Beim Buchfink und ebenso auch bei den folgenden Finken konnte ich keine Gl. linguales inferiores finden.

Das Vorhandensein der Gl. linguales superiores kann man an den etwa 60 nadelstichartigen Durchbohrungen der Zungengrundepidermis erkennen. Ungefähr 15—20 Öffnungen liegen bogenförmig um die Kehlkopfspalte herum. Oralwärts werden die Drüsen von den Zungenpapillen begrenzt. Wie bei *Passer* setzen sie sich eine Strecke weit unter der Zungenoberseite fort.

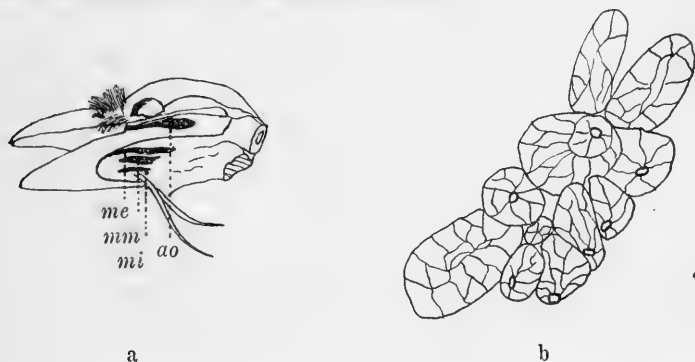


Fig. H. *Fringilla coelebs* L.

a Kopf in nat. Größe (abgebalgt), Speicheldrüsen schematisiert. b Drüsen im Mundwinkel (aufgehellt), mit dem ABBE'schen Zeichenapparat gezeichnet. 135:1.

Die Gl. cricoarytaenoideae liegen teils auf dem papillenfreien Felde zu beiden Seiten der Larynxspalte, teils und zwar die Hauptmasse derselben, an den Kehlkopfapapillen, von wo sie in die Drüsen des Ösophagus übergehen.

Die Gl. maxillares münden wie bei *Passer*. In der Höhe der halben Choanenspalte nehmen sie fast die ganze Breite des Gaumenfeldes mit ihren langen Schläuchen ein.

Die Gl. palatinae posteriores bestehen aus vielen, rundlichen oder ovalen Drüsen, die bei manchen Buchfinken das Gaumenfeld streifenförmig durchsetzen, bei anderen vollständig dicht wie die Gl. pterygoideae an den Rachenpapillen stehen. In letzterem Falle sind die Gl. palatinae posteriores von jenen nicht zu trennen.

Die Gl. angularis oris (Fig. Ha ao) gleicht äußerlich der von *Passer*; sie ist 0,7—0,8 cm lang. Sie bildet einen 0,2 mm breiten Mündungsschlauch, der sich allmählich verbreitert und am Quadratojugale eine Anzahl rundlicher Drüsenläppchen entsendet. Unabhängig von ihr liegen im Mundwinkel eine Anzahl runder oder ovaler

Drüsen (Fig. Hb). Drüsenzellen mit mittelständigem Kern sind im distalen Abschnitt der Ausführungsgänge oder in der Partie des Tubulus anzutreffen, der dem Zentrallumen am nächsten liegt.

Serinus canarius KOCH.

Von den Unterkieferdrüsen ist die stärkere Entwicklung als bei *Passer* hervorzuheben, die in einer bedeutenderen Dicke beruht.

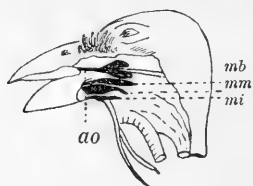


Fig. J.

Serinus canarius KOCH.
Kopf in nat. Größe (ab-
gebalgt). Speicheldrüsen
schematisiert.

In Fig. J kommt das wegen der schematischen Drüsendarstellung nicht zum Ausdruck.

Eine Eigentümlichkeit bietet die Gl. angularis oris (Fig. J ao). Vom gemeinsamen Sammelgang mit 0,33 mm Breite zweigen sich zwei kolbenartig verdickte Endstücke ab, von denen das eine über, das andere unter dem Jugale verläuft; letzteres ist am längsten. Beide sind

1,5—2 mm breit. Die Drüse mißt 7 mm in der Gesamtlänge.

Fringilla linaria L.

Die dem Dentale parallel gelegene Gl. mandibularis externa ist 9 mm lang, im vorderen Abschnitt durchschnittlich 0,5, im hinteren 0,8 mm breit. Sie besteht aus zwei langgestreckten Drüsen, die so dicht nebeneinander liegen, daß sie eine einheitliche Drüse vortäuschen, jedoch unter dem Binokular leicht getrennt werden können. Beide Drüsen münden mit je einem Sammelkanal von der Durchschnittsbreite von 0,15—0,2 mm. Die Drüsen sind so orientiert, daß die Sammelgänge neben-, die drüsigen Endstücke hintereinander liegen. Beide sind zusammengesetzt-tubulös. Die kürzere ist etwas weniger gelappt als die hintere. Der an der Mündung abgeplattete Hauptsammelgang besitzt schon hier kleine, ins Lumen ragende Vorsprünge. Von ihm strahlen verhältnismäßig lange Nebensammelgänge aus, die in den von Bindegewebe umhüllten Drüsenlappen zentrale Lage behalten. Die Tubuli haben meist überall gleiche Breite.

Die Gl. mandibularis medialis zeigt gedrungeneren Gestalt. Das vordere Ende, das 12—13 mm von der Unterschnabelspitze entfernt ist, hat als Maximalbreite 1,3—1,6 mm, das hintere läuft in einen 0,5 mm breiten Zipfel aus. Sie besteht aus verästelt- und zusammengesetzt-tubulösen Drüsen.

Die sehr kleine Gl. mandibularis interna erscheint dicht am Zungenbein. Sie setzt sich aus wenigen, hintereinander gelegenen Drüsen zusammen. Sie sind vorwiegend verästelt-tubulös, mit langem Ausführungsgang und kolbig verdicktem Endstück versehen.

In den zusammengesetzt-tubulösen Drüsen ist der Hauptsammelgang deutlich abgesetzt. Alle Drüsen besitzen ein sehr verzweigtes Kanalsystem und reiche äußere Gliederung; die einzelnen Lappen sind verhältnismäßig weit voneinander entfernt. In den Unterkieferdrüsen habe ich zahlreiche Lymphknoten dicht unter dem Epithel in Tunica propria und Submucosa angetroffen, die vielfach kleinere Drüsen ganz einhüllten. Einer dieser Knoten war 2,25 mm lang und bis 0,5 mm breit. Haupt- und Nebensammelgänge der Unterkieferdrüsen sind mit besonderem Epithel ausgekleidet; vereinzelt finden sich auch hier muköse Elemente, die bei diesen Drüsen sonst nur in den Endröhrchen (Tubuli) anzutreffen sind.

Die Gl. linguales superiores kommen einzeln an der Zungenpapillenabgrenzung, zusammenhängend in Form eines Dreiecks, vor der Larynxspalte vor; die Basalseite der dreieckigen Fläche ist durch die Spalte oralwärts eingebuchtet. Die meisten Drüsen sind verästelt, nur wenige zusammengesetzt-tubulös. Ihre Ausführungsgänge führen muköses und von ihm abweichendes Drüsenepithel.

Die Gl. cricoarytaenoideae sind nur mit wenigen Drüsen vertreten, zuweilen nur auf einer Seite der Kehlkopfspalte neben dem Gießbeckenknorpel. Sie sind kaum verästelt, schmal und länglich.

Die Gl. maxillares liegen mit ihren Mündungsschläuchen so dicht zusammen, daß sie einem kurzen, unpaaren Stück gleichen, das sich aber bald in zwei deutliche Drüsenstränge gabelt, die an der Choanenspalte entlang ziehen. Die größte Breite des Mündungskanals beträgt 0,2 mm. Der unregelmäßig runde oder elliptische Querschnitt weist Falten auf, die allmählich zu ausgedehnten Verästelungen überleiten. Beim Leinfink ist mir die außerordentliche Gleichheit in der Morphologie beider Drüsen aufgefallen. Die Verzweigung beginnt in beiden Hälften auf gleicher Höhe; auch im weiteren Verlauf sind die Querschnitte auf gleicher Höhe ähnlich gestaltet. Der eigentliche schleimproduzierende Caudalabschnitt ist in jeder 4 mm lang; die Maximalbreite beträgt 0,8–0,9 mm. In den vorderen Gaumendrüsen spielt das besondere, abweichende Drüsenepithel eine Hauptrolle, da das ausführende Epithel sich fast ausschließlich aus ihm aufbaut.

Die Gl. palatinae posteriores liegen in einem 1–1,1 mm breiten,

zusammenhängenden Drüsenstreifen von 0,2—0,3 mm Dicke. Die vorwiegend länglichen Drüsen sind teils verästelt-, teils zusammengesetzt-tubulös. In der Größe weichen sie erheblich voneinander ab. Gewöhnlich treten ein bis zwei 4 mm lange, 0,5 mm breite neben kleineren Drüsen auf. Die meisten haben sowohl Zellen mit wand- wie solche mit mittelständigem Kern. Auch bei dieser Gruppe kommen sehr viele Lymphnoduli vor; besonders stark sind sie wiederum an der Infundibularspalte im Gebiet der Gl. pterygoideae



Fig. K. *Fringilla linaria* L.

Rechte Gl. angularis oris (aufgeheilt), mit dem ABBE'schen Zeichenapparat gezeichnet. 18:1.

vertreten, wo sie stellenweise sogar das Epithel durchsetzen und an die Oberfläche grenzen.

Die Gl. pterygoideae, eine Fortsetzung der hinteren Gaumendrüsen, nur dichter als diese stehend, führen vereinzelt vom mukösen abweichendes Epithel.

Die Gl. angularis oris (Fig. K) gleicht im distalen Abschnitt der von *Serinus canarius* insofern, als sie ebenfalls zwei Drüsenlappen ausbildet, die aber hier weiter auseinanderweichen. Die Endlappen sind 2—3 mm lang und wachsen von 0,6—0,8 mm Breite caudalwärts an. Sie sind so am Ende des Jugale (am Übergang zum Palatoquadratum) angeordnet, daß es sie trennt, wobei es den durchschnittlich 0,13 mm breiten Verbindungsgang überdeckt. Dieser geht etwa von der Mitte des über dem Jugale gelegenen breiteren Lappens aus und führt somit das Secret des einen Abschnitts in das Kanalsystem des anderen über. Dann wird es durch den 0,25 mm breiten, 6—7 mm langen, gemeinsamen Hauptsammelgang in den Mundwinkel

entleert. Die beiden, durch den Verbindungsschlauch vereinigten Drüsen sind zusammengesetzt-tubulös. Vom zentralen Hauptsammelgang gehen die Nebensammelgänge strahlig aus. Die Läppchen jeder Drüse sind einander mehr genähert als die der Gl. mandibulares. Der Drüsenquerschnitt ist unregelmäßig elliptisch. Verbindungs- und Ausführungsgang stellen keine einfachen, zylindrischen Schläuche dar, wie man sich das nach Fig. K fälschlich vorstellen könnte, sondern sie haben durch zahlreiche Vorsprünge ins Lumen, die unregelmäßig bald bis an die gegenüberliegende Wand vorstoßen, bald einen gekrümmten Verlauf im Drüsenlumen nehmen, eine große Innenfläche. Muköse Zellen allein finden sich nur in der distalen Hälfte der Tubuli; der proximale Teil enthält außer diesen abweichendes Drüsenepithel, das fast ausschließlich die Wände von Verbindungs- und Sammelgang bildet. Eine gleich gebaute Gl. angularis oris besitzt *Fringilla spinus*.

Pyrrhula vulgaris Cuv.

Von größter Wichtigkeit scheinen für den Dompfaff die Unterkieferdrüsen zu sein, denn unter den angeführten Fringilliden sind sie bei ihm am mächtigsten (Fig. L). Sie überraschen weniger durch ihre Länge als durch ihre dicke, fast drehrunde Form, was besonders von den Gl. mandibulares mediales gilt (mm).

Die äußeren Unterkieferdrüsen (me) sind 7—8 mm lang; sie messen im oralen Abschnitt durchschnittlich 0,3—0,4 mm in der Breite, im caudalen Teil, wo sie kolbenförmig angeschwollen sind, zeigt ihr Durchmesser 1 mm. Jede ist eine zusammengesetzt-tubulöse Drüse mit ausgeprägtem Hauptlumen, das an der Mündung knapp 0,2 mm Breite aufweist. Die Nebensammelgänge, welche vielfach gleiche Weite wie der Hauptsammelgang haben, sind gleich diesem stark gewunden, wobei sie teils zentrale, teils periphere Lage einnehmen. Ihr Querschnitt besitzt unregelmäßige Formen. Manchmal gehen erst die Nebensammelgänge dritter oder vierter Ordnung in die engen Schleimtubuli über, die selbst wieder verästelt-, ja vielfach sogar zusammengesetzt-tubulöse Drüsen darstellen. Im Vergleich zum geräumigen Lumensystem sind ihre Drüsenläppchen meist klein.

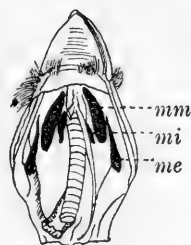


Fig. L.

Pyrrhula vulgaris
Cuv. Unterschnabel
in nat. Größe.
Speicheldrüsen
schematisiert.

0,2 mm von der äußeren Gruppe nach innen und 0,7 cm von der Schnabelspitze entfernt, folgen die Gl. mandibulares mediales, die von ersteren in der Länge nicht abweichen, jedoch im Gegensatz zu ihnen schon im vorderen Teil ziemlich dick sind. Nur an den Enden laufen sie in Spitzen aus. Die größte Breite, nämlich 1,4 mm, liegt im mittleren Abschnitt. Diese Gruppe hat denselben Bau wie die äußere; nur sind die Drüsengänge entsprechend der bedeutenderen Breite zahlreicher, verzweigter, das ganze Kanalsystem ist stärker gewunden. Die Drüsen werden von zahlreichen Leucocyten durchsetzt.

Von der Zusammensetzung der Zellen in den Ausführungsgängen gilt das nämliche wie von *Fringilla linaria*.

Die Gl. linguales superiores treten in der Mitte des Zungengrundes auf, besonders dicht am oralen Ende. Die Larynxspalte wird von ihnen bogenförmig umlagert. Die mehr länglichen als runden Drüsen, teils verästelt-, teils zusammengesetzt-tubulös, sind mit denselben Zellelementen wie die entsprechenden Drüsen beim Leinfink vertreten.

Die Gl. cricoarytaenoideae sind nur am Ende der Kehlkopfspalte verteilt, wo sie als runde, verästelt-tubulöse Drüsen von meist nicht über 0,25 mm Breite anzutreffen sind.

Die Öffnungen der Gl. maxillares kann man 0,9 cm von der Schnabelspitze entfernt dicht an der Mittellinie feststellen. Die im Querschnitt elliptischen Drüsenkanäle haben an der Mündung 0,2 mm Breite. In der ersten Hälfte, wo die Drüsen wenig verzweigt sind, beträgt ihre Breite 0,3 mm, in der zweiten mit den zahlreich entwickelten Läppchen 0,6—0,7 mm. Die Gesamtlänge ist 1,2 cm. Der vordere Abschnitt mit vorwiegend Ausführungsgängen wird fast ausschließlich von Zellen mit mittelständigem Kern aufgebaut; im Caudalabschnitt ist jeder Drüsenstrang rein mukös. Die Submucosa führt viele Lymphknoten.

Die Gl. palatinae posteriores kommen vereinzelt schon am vorderen Ende der Choanenspalte vor; erst von deren Mitte an aber bilden sie einen in die Gl. pterygoideae übergehenden Drüsenstreifen von 1—1,5 mm Breite. Trotz des äußeren Zusammenhangs mit letzteren sind die hinteren Gaumendrüsen von ihnen zu unterscheiden; denn sie sind teils zusammengesetzt-tubulös und führen zweierlei Zellen in den Ausführungsgängen, teils verästelt-tubulös und nur mit Schleimepithel ausgekleidet.

Die Gl. pterygoideae erscheinen kleiner, rundlicher, ihr Bau nähert sich dem tubulös-alveolären. Sie enthalten nur Schleimepithel.

Körnerfresser.

Vogel	Gl. mandibulares		Gl. linguales		Gl. crico-arytaenoideae	Gl. palatinae		Gl. pterygoideae	Gl. angularis oris
	anteriores	posteriores	inferiores	superiores		maxillares	posteriores		
<i>Columba domestica</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	ext. ◆◆ int. ◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Columba oenas</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Passer domesticus</i> L.	ext. ◆◆ med. ◆◆ int. ◆◆	◆◆	◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Fringilla coelebs</i> L.	◆◆	◆◆	◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Serinus canarius</i> KOCH	◆◆	◆◆	◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Fringilla linaria</i> L.	◆◆	◆◆	◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Fringilla spinus</i> L.	◆◆	◆◆	◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Pyrrhula vulgaris</i> Cuv.	◆◆	◆◆	◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆

Daß die Gl. angularis oris im hinteren, verdickten Abschnitt aus zwei deutlichen Lappen besteht, wie CHOŁODKOWSKY (1892, p. 253) angibt, konnte ich an mehreren Exemplaren weder makroskopisch noch mikroskopisch erkennen. Ich fand eine 7 mm lange, am Ende kolbig verdickte Drüse vor, die mit ihrem hinteren Abschnitt teilweise unter dem Jugale lag. Der 0,15—0,25 mm breite Ausführgang ist im Querschnitt hauptsächlich rund, teils innen glatt, teils mit

Vorsprüngen versehen. Der kolbige Teil mit dem Maximaldurchmesser von 1,3 mm besteht aus zahlreichen, durch dünne Bindegewebsschichten abgegrenzte Läppchen. Auch hier führen Haupt- und Nebensammelgänge zweierlei Drüsenepithel.

A. Schleimzellen.

Ich habe bei den Körnerfressern zwei Arten von Drüsenepithel erwähnt. Zunächst mögen einige Einzelheiten über die mukösen Zellen folgen, wobei ich vorläufig nur allgemeine Erscheinungen berücksichtige; auf Besonderheiten gehe ich erst bei den betreffenden Vogelformen ein. Ich kann mich kurz fassen, weil die Hauptsache über Schleimdrüsen schon in mustergültiger Weise gebracht worden ist. Hauptsächlich verweise ich auf OPPEL's ausgezeichnete Arbeit (1900, p. 486—741) über die Drüsen der Mundhöhle, der in übersichtlicher Anordnung, teils durch eigene Angaben, teils durch Referate vielen Fragen gerecht wird. Zwar werden die Vögel in histologischer Beziehung wenig und fast gar nicht berücksichtigt aus dem Grunde, den er selbst angibt, nämlich, „daß wir über den Bau der Mundhöhlendrüsen in den verschiedenen Gruppen der Vögel nahezu nichts wissen“ (p. 560). Um so ausführlicher sind die Säugetiere behandelt, wobei vor allem die für sie allgemein geltenden Tatsachen cytologisch-physiologischen Inhalts von großer Wichtigkeit auch für das Verständnis und die Beurteilung der Vogelspeicheldrüsen sind. Überhaupt weichen sie im Aufbau und Verhalten nicht wesentlich von denen der übrigen Wirbeltiere ab. — Die mit Schleim gefüllten, ruhenden Zellen sind am Lumenrand vorgewölbt und an den Seiten ausgebuchtet. Im Gegensatz zu benachbarten, in einem anderen Funktionszustand befindlichen Zellen fallen sie, wenigstens bei Eisenhämatoxylinfärbung, durch ihre Helligkeit auf (Fig. 14, Zelle 1), eine Erscheinung, die für Wirbeltiere von vielen Untersuchern in Wort und Bild betont wird. Der abgeplattete Kern liegt dicht an der Basis, wo er fast deren ganze Breite einnimmt. (Gleiches sagen u. A. R. HEIDENHAIN, 1886, p. 11; 1880, p. 64; PAULSEN, 1886, p. 312; STÖHR, 1910, p. 232—233 aus.) Auch in frischen zerzupften Drüsen habe ich den Kern stets basalwärts vorgefunden, jedoch, als Analogon zu R. HEIDENHAIN's Angabe (1880, p. 19), von mehr rundlicher als platter Form. Seine Membran und sein Chromatingerüst sind bei obiger Färbung schwarz. Die Zelle wird von einem feinen Netzwerk, dem Durchschnitt von Wabenwänden, durchzogen. Die Waben enthalten keine Granula, sondern fertiges Secret (NICOGLU,

1893, p. 421). Bei starker Vergrößerung erscheinen die Wände nicht als dünne, schwarze Linien, sondern als aus ungemein kleinen Plasmaklumpchen zusammengesetzte Fäden. In den zarten, plasmatischen Wänden finden sich schwarze, kleine Schleimgranula bis zur Grenze der Sichtbarkeit hinab. Da sie das Eisenhämatoxylin viel intensiver aufnehmen, so sind selbst noch kleine Granula als solche neben den grauschwarzen Verdickungen der Wabenwände zu erkennen. Bei den allerkleinsten dagegen ist das nicht mehr festzustellen. Die Mucikarminfärbung gibt nur Granula und Secret deutlich wieder, gleicht also in der Wirkung der von M. HEIDENHAIN (1907, p. 342) angewandten mit Toluidinblau. Die kräftige rote Schleimfärbung hebt sich gut von dem matt rosa Protoplasma ab. In den hellroten, mit homogenem Schleim erfüllten, prallen Wabenräumen liegen dunkelrote, kugelige Granula verschiedener Größe; überall erblickt man kleinere zwischen ihnen. Ihre Lage im Plasmagerüst ist jedoch nicht mit solcher Deutlichkeit wie im Eisenhämatoxylinpräparat festzustellen. Der Kern ist kaum oder nicht sichtbar. Mit Lichtgrün-Mucikarmin gefärbt treten Kernmembran und Nucleoli graubraun hervor; das Kernplasma erscheint grün (Fig. 15).

Die Mehrzahl aller Vogelschleimzellen besitzt eine Plasmaumhüllung, die sich basalwärts verjüngt und nach dem Drüsenlumen zu breiter wird. Durch Aufnahme der dunklen Eisenlacttönung wird sie deutlich. Bei schleimerfüllten Zellen ist der Plasmamantel am Lumen nur als dünne Zone zu erkennen. Ein etwas abweichendes Bild bieten Zellen, die nur wenig Schleim enthalten, der sich stets am freien Rand ansammelt (Fig. 14, Zelle 2), der Zelle wie eine Kappe aufsitzt. An solchen sieht man den Mantel auch als starke Begrenzung lumenwärts. Da, wo auf einem Schnitt viele, nebeneinander gelegene Zellen im Längsschnitt getroffen sind, die alle wenig Schleim enthalten, erscheint der innere Plasmasaum schon bei schwacher Vergrößerung als eine nach dem Lumen zu konvex gebuchtete Linie durch alle Zellen hindurch verlaufend, auf der einen Seite die Schleimzone, auf der anderen feine, zackige Verzweigungen nach dem Zellinnern aussendend. Auf vollständig leeren Zellen umschließt der Mantel die Drüsenzelle bis zum Lumen, die dadurch ein dunkles Aussehen gewinnt. Der Kern rundet sich ab und entfernt sich um ein wenig von der Peripherie, also gleiches Verhalten wie das von MÜLLER (1898, p. 64) erwähnte. Auf Zellquerschnitten konnte ich mich über den feineren Bau der Plasmaumhüllung besser als auf Längsschnitten unterrichten. Dünne Spalten zwischen benachbarten

Zellen zeigten, daß die Hülle der Zelle eigen und nicht eine besondere intercellulare Bildung ist. Die Zellbegrenzung ist verhältnismäßig dick. Bei manchen Formen fand ich als Durchschnittsbreite 0,0012 mm, in der mittleren Zellhöhe gemessen; auf Querschnitten in Kernhöhe ist sie bedeutend dünner. Auch von den Seiten sieht man zarte Plasmafäden nach dem Zellinnern verlaufen. Bei starker Vergrößerung zeigen die Membranen ein System heller und dunkler Räume, kleinere Wabenräume, die an längsgetroffenen Zellen nicht so deutlich wie an quergetroffenen auftraten. Ähnlich werden wohl die von KOLOSSOW (1898, p. 227—228) geschilderten, „alveolären, protoplasmatischen Zwischenschichten“ an den Seitenflächen von Drüsenzellen beschaffen sein. Querschnitte durch die Plasmakappe am Zellumen oder in seiner Nähe zeigen, daß sie keine geschlossene Membran bildet, sondern, einer Siebplatte ähnlich, den Schleim hindurchgehen läßt. Das Wachstum und die Secretion der Schleimgranula bei den Vögeln erfolgt im wesentlichen in der für die anderen Wirbeltiere üblichen Weise, die z. B. trefflich von M. HEIDENHAIN (1907, p. 358—361) an den Becherzellen des Darmepithels von *Salamandra* erklärt und abgebildet wird. Als Beispiel wähle ich Schleimzellen aus der Gl. mandibularis externa von *Parus cristatus*, mit Lichtgrün-Mucikarmin gefärbt (Fig. 15). Die kleinen, roten, scharf umrissenen Granula treten zunächst vereinzelt in der Zelle über dem rundlichen Kern auf, der manchmal etwas von der Basis entfernt ist. Sind es nur wenige, so nehmen sie gewöhnlich nur den mittleren Raum der Zelle ein (Zelle 1 u. 4). Ich habe auch Zellen angetroffen, wo sie am Lumenrand und über dem Kern direkt lagen; das dazwischen liegende Zellstück war granulafrei. Die Granula treten allmählich auch an den Zellwänden auf und strömen nach dem Rande zu; es findet somit auch hier ein Aufbrauch von der Peripherie zum Lumen statt, wie es LANGLEY (1879—1880, p. 276—277) berichtet. Der Kern wird an die Basis gedrückt. Die Verflüssigung der Granula findet der Hauptmasse nach am Lumenrand statt, von dort rückt sie weiter basalwärts, so daß auf diese Weise ein nach der Peripherie sich senkender Schleimbecher entsteht (Zelle 2), der schließlich die ganze Zelle erfüllt (Zelle 3).

Im allgemeinen zeigen die Schleimgranula keine Vorstufe; denn bei Mucikarminfärbung waren in den meisten Fällen die allerkleinsten Granula schon rot gefärbt, zeigten also schon Mucinreaktion.

B. Seröse Zellen.

Neben mukösen Zellen enthalten die Speicheldrüsen der Finken auch seröse Zellen. Es handelt sich um diejenigen Gebilde, die ich mit „abweichendem, besonderem Epithel“ oder mit „Zellen mit mittelständigem Kern“ umschrieben habe, wobei ich auch schon ihre acido-phile Färbung erwähnte. Da sie vorwiegend in den Ausführgängen anzutreffen sind, habe ich sie zunächst für ausführendes Epithel gehalten, mit dem sie ihre Neigung zu sauren Farbstoffen und vor allem ihre kubisch-cylindrische Form gemeinsam haben; ich änderte meine Meinung jedoch, als ich an ihnen Spuren einer Secretion in Form von Tropfen erkannte, außerdem bald in den Zellen Granula entdeckte. Diese Art Begrenzung der Sammelgänge wird von HEIDRICH (1908, p. 28) in der Gl. maxillaris vom Huhn mit ihrer gemischten Funktion, einer schleimproduzierenden und einer ausführenden, erklärt; seröse Zellen kämen in dieser Gruppe nicht vor. GRESCHIK (1913, p. 367) behauptet in der Zusammenfassung über die Gl. mandibularis der Vögel, daß sie eine Schleimdrüse sei, der seröse Teile fehlen; BATELLI u. GIACOMINI (1889) sagen gleiches von allen Speicheldrüsen der Vögel aus. In seiner Abhandlung beschreibt GRESCHIK in den Ausführgängen der Gl. mandibularis von *Coccothraustes* Drüsenzellen, welche die entsprechenden Abweichungen in der Färbung und den gleichen Bau zeigen wie die von mir bei anderen Finken beobachteten. Nach ihm secernieren diese Zellen des Kirschkernbeißers auch, ihr Secret sei jedoch vom gewöhnlichen Mucin verschieden (p. 358). Ähnliches abweichendes Epithel hat er in der Gl. mandibularis von *Serinus serinus* und *Passer montanus* gefunden. In der Zusammenfassung betont er wieder die Abweichung dieses Secrets vom gewöhnlichen Mucin (p. 368).

In der Literatur über Speicheldrüsen fand ich mehrfach Angaben, daß in den Mundhöhlendrüsen der Vögel zweierlei Zellen vorkämen. GIACOMINI (1890, p. 206—207) spricht von Schleim- und gekörnten Zellen in der Parotis, den Gl. maxillares und den Gl. linguales inferiores vom Huhn, die er aber für verschiedene Funktionszustände ein und derselben Zelle, der Schleimzelle, hält. RANVIER (1884) stellt in den Zungendrüsen des Huhnes Zellen fest, die denen aus der Parotis des Hundes gleichen. Er hebt das Vorkommen von zweierlei Zellen in der Mundhöhle der Vögel hervor, von reinen Schleimdrüsenzellen und Fermentdrüsenzellen. Weitere Ausführungen darüber fehlen. Nach OPPEL (1900, p. 557) sind bei den Vögeln fast

Schnittfärbung	Färbung der Schleimzellen	Färbung der serösen Zellen (Granula)
Thionin	violett	fast ungefärbt, Granula matt graublau
Toluidin	blauviolett	fast ungefärbt, Granula matt graublau
Mucikarmin	tief rot (nach rotblau)	fast ungefärbt, Granula grau
Thionin-Eosin	violett	Granula rot
Toluidin-Eosin	blauviolett	Granula rot
Toluidin-Lichtgrün	violett	Granula grün
Mucikarmin-Eosin	tief rot (nach rotblau)	Granula zinnoberrot
Mucikarmin-Lichtgrün	tief rot (nach rotblau)	Granula grün
Mucikarmin-Hämalaun	tief rot (nach rotblau)	Granula braunrot
Methylenblau-Eosin	blau	Granula rot
Safranin-Lichtgrün	hell orangerot	Granula grün
Gentianaviolett-Eosin	violett	Granula rot
Bismarckbraun-Eosin	hellbraun	Granula rot
DELAFIELD's Hämatoxylin-Eosin	dunkel blauviolett	Granula rot
DELAFIELD's Hämatoxylin-Orange	dunkel blauviolett	Granula hell braungrau

nur Schleimdrüsen vorhanden, nur selten liefern sie ein Ferment. CHOŁODKOWSKY (1892, p. 254) schließt nach dem Charakter des Secrets, daß sämtliche Speicheldrüsen der Vögel echte Schleimdrüsen zu sein scheinen.

Auf Grund abweichender Färbungen und mehrerer Verdauungsversuche, die das Vorhandensein von Diastase erwiesen, stelle ich fest, daß in Speicheldrüsen von Finken seröse Zellen vorkommen. Über das unterschiedliche färberische Verhalten von Schleim- und serösen Zellen bei Anwendung saurer und basischer Farbstoffe möge folgende Tabelle Auskunft geben, die nach Schnitten aus den Speicheldrüsen von *Passer domesticus*, *Fringilla coelebs*, *Serinus canarius*, *Fringilla linaria* und *spinus*, *Pyrrhula vulgaris* aufgestellt worden ist. (Die sauren Farbstoffe sind durch Sperrdruck hervorgehoben.)

Verdauungsversuche mit Speicheldrüsen von erwachsenen Sperlingen, Leinfinken, Dompfaffen ließen Diastase erkennen. Bei den Versuchen gebrauchte ich bald frische Unterkiefer-, bald Mundwinkel-, bald Gaumendrüsen, die in dünner Kleisterlösung von Reiskstärke in winzige Stückchen zerzupft und zerdrückt wurden. Dieses Gemenge verschloß ich in ein Reagenzglas, das in Zimmertemperatur verblieb. Da für die Mundhöhle nur ein diastatisches Ferment in Betracht kommen kann, wandte ich die TROMMER'sche Probe an. (Dem dünnen Reiskleister wird starke Kalilauge zugesetzt; dann werden einige Tropfen dünne Kupfersulfatlösung beigegeben. Die anfänglich blaue Trübung von Kupferoxydhydrat geht durch Schütteln bei Vorhandensein von Zucker in tiefblaue Lösung über. Durch Erhitzen bis zum Sieden bildet sich ein braunroter Niederschlag von Kupferoxydul oder ein gelbroter von Kupferoxydulhydrat; denn der Zucker in heißer alkalischer Lösung reduziert das Kupferoxyd zu Kupferoxydul.) Diese Probe mit Speicheldrüsen von einige Tage alten Sperlingen gemacht, hatte keinen roten Niederschlag zur Folge, eine Parallele zu METZNER's Angabe (1910, p. 54), daß die Speicheldrüsen eines Säugers vom ersten Anfang bis zum ersten Monat nach der Geburt nur Schleim absondern. Da alle Gewebe mehr oder weniger nach tagelangem Verweilen in Stärkekleister bei ihrer Zersetzung Zucker bilden, wovon ich mich durch Verdauungsversuche z. B. mit Muskelstückchen, ja selbst mit Munddrüsen von Insectenfressern überzeugte, wandte ich die TROMMER'sche Probe kurze Zeit nach Einwirkung von Speicheldrüsenstückchen von *Passer domesticus* an, wobei ein feiner, jedoch deutlich roter Niederschlag erfolgte. War er makroskopisch nicht zu sehen, so konnte ich seine roten

Kryställchen mit Hilfe des Mikroskops wahrnehmen. Naturgemäß ist er nach einigen Stunden Einwirkung viel kräftiger. Von den drei verschiedenen, bei Verdauungsversuchen benutzten Vögeln gab *Pyrrhula vulgaris* das beste Ergebnis in Übereinstimmung damit, daß beim Dompfaff auch die Anzahl der serösen Zellen am größten ist. Um den Nachteil der geringen Menge dieser Zellen bei dem sonst leicht zu beschaffenden *Passer domesticus* auszuschalten, nahm ich etwa die zwei- bis dreifache Menge von Speicheldrüsen.

Somit habe ich eine Übereinstimmung des histologischen Bildes mit dem Verdauungsversuch erhalten. Aus der Gleichheit der Schnittbilder von den „abweichenden“ Zellen bei *Fringilla spinus*, *coelebs* und *Serinus canarius* mit denen bei *Passer domesticus*, *Fringilla linaria* und *Pyrrhula vulgaris* schließe ich, daß die erstgenannten Finken ebenfalls seröse Zellen in den Speicheldrüsen enthalten. Leider standen mir die übrigen Fringilliden nicht zur Verfügung. Ich glaube, daß auch das abweichende Ausführepithel bei *Cygnus*, *Anas* und *Anser* teilweise serösen Charakter trägt; denn färberisch kommt es den Sammelgängen bei obigen Finken gleich. Jedoch kann ich hierbei erst eine Entscheidung treffen, bis mir frisches Material für Verdauungsversuche zugänglich wird. Immerhin muß die Vermutung auf fermentabsondernde Drüsenzellen in Anbetracht bei der Körnernahrung der Entenvögel nicht als ganz unwahrscheinlich zurückgewiesen werden.

Die an serösen Drüsenzellen der Säuger gemachten Erfahrungen finde ich im allgemeinen auch für die Vögel zutreffend. Folgenden Ergebnissen liegen hauptsächlich Beobachtungen an den Gl. mandibulares und angularis oris von *Fringilla spinus* zu Grunde. Die serösen Zellen haben stets ein trüberes Aussehen als die Schleimzellen. Übereinstimmend mit LANGLEY (1879—1880, p. 277) habe ich die ruhende Zelle mit Granula angefüllt vorgefunden. Sie sind gleichmäßig in der Zelle verteilt (Fig. 17, 19, 20). Die Zellen zeigen durchschnittlich gleiche Breite am Lumen und an der Basis. Der Kern ist entweder rund oder länglich; in letzterem Falle fällt die größte Achse mit der Längsrichtung der Zelle zusammen. Er liegt selten an der Basis, meist in der Mitte oder in der dem Lumen zugekehrten Hälfte, oft am Lumenrand selbst (Fig. 17), unterscheidet sich also nicht wesentlich in Form und Lage von den Kernen in anerkannt serösen Zellen (PAULSEN, 1886, p. 312; STÖHR 1910, p. 232). Wie GRESCHIK (1913, p. 357) für *Coccothraustes* beobachtete, scheinen auch die serösen Ausführgänge bei den übrigen Finken auf den

ersten Blick 2schichtig; sie sind jedoch nur 2reihig und auch das nur an manchen Stellen. Die dem Kanallumen angrenzenden Drüsenzellen sitzen nämlich mit einem dünnen Stiel der *Membrana propria* auf. Einzelne Gänge besitzen eine auffallende Ähnlichkeit in dieser Beziehung mit dem von v. EBNER (v. KÖLLIKER, 1902, p. 42) dargestellten 2reihigen Cylinderepithel vom Ductus submaxillaris des Menschen. Die serösen Zellen erscheinen im Querschnitt als 5- bis 7seitige, unregelmäßige Prismen (Fig. 30). Das von LÖWENTHAL (1894, p. 225) genannte Merkmal von der niedrigen Gestalt der serösen Zellen in Gängen trifft auch für die Finken zu, deren Schleimepithel das andere überragt. In Eisenhämatoxylin-Präparaten treten die Granula besonders deutlich hervor. Man sieht ganz kleine bis zur Grenze der Sichtbarkeit hinab und größere regellos durcheinander. Auffallend stark ist der Chromatingehalt des Kernes in Zellen, die mit vielen Granula angefüllt sind, im Vergleich zu solchen serösen, auch im Ruhezustand befindlichen, deren Granula weniger zahlreich sind, wobei der Kern lichter ist; doch diese Beobachtung ist nicht absolut zu verallgemeinern, da auch in hellen Zellen Kerne mit viel Chromatin vorkommen. In den serösen Zellen tritt das Protoplasma entgegen den Schleimzellen in den Hintergrund, weil in ersteren die Granula die Hauptmasse darstellen. Für die Vorgänge beim Wachstum der serösen Granula und deren Secretion gilt auch bei den Vögeln folgendes. Auch hier finden sich im intergranulären Netzwerk der Zelle kleinste, stark lichtbrechende Granula, die an Größe bis zu einer gewissen Grenze zunehmen; ein Zusammenfließen mehrerer Granula habe ich nicht beobachtet. Daß sie bei ihrem Wachstum an Färbbarkeit verlieren, kann ich nicht bestätigen; denn ich sah die größten Granula ebenso stark gefärbt wie die kleinsten; das kommt für Eisenhämatoxylin- und im Gegensatz zu MAXIMOW (1901, p. 50) auch für Lichtgrün-Färbung in Betracht. Bei den Finken zeigen die serösen Elemente dunkle, prall mit Granula angefüllte Zellen, daneben helle mit weniger Granula und ungefärbten Wabenräumen, die fertiges Secret enthalten. Ich habe also nicht wie MÜLLER (1896, p. 316) beobachtet, daß das Secret (Secretvacuole bei MÜLLER) an irgendeiner Stelle der Zelle lokalisiert ist, sondern wie Fig. 19, 1. Zelle abbildet, kann es an jeder beliebigen Stelle sich vorfinden. Ich habe folgendes bei der Secretion beobachtet. Fließt am Lumenrand Secret ab, dann rücken die basalen Granula nach der Zellmitte zusammen. An der Basis entsteht ein granulafreier Raum. Die großen Granula haben sich entweder um den

Kern herum oder am freien Rande angesammelt. In diesem Zustand ist ein Granulabecher zu erkennen (Fig. 16, 18), von einem hellen Plasmamantel umgeben. Also im Gegensatz zu Schleimzellen findet hierbei ein Einwachsen des Secretbechers vom Lumenrand aus in die Zelle hinein nicht statt. Daß das Secret aus den großen Granula sofort hervorgeht, ist dadurch erwiesen, daß in den hellen, fast ungefärbten Zellen mehr kleine Granula anzutreffen sind. Die Granula sind fast immer rund; doch gibt es auch längliche; ja sogar eckig geformte. Ich habe keine Binnenstruktur an ihnen gesehen. Die Zelle selbst wird während der Secretion teils an der Basis schmaler, teils behält sie ihre ursprüngliche Breite dort bei. Die serösen Zellen entleeren sich blasenförmig in ähnlicher Weise, wie es GRESCHIK (p. 358) für Zellen im Ausführungsgang von *Coccythraustes* beschreibt. Man sieht Secrettropfen im Lumen, die nur noch mit dünnem Stiel an ihrer Zelle hängen und bei geringer Strömung in den Gang mitgerissen werden. Eine ausführliche Besprechung über die blasenförmige Secretion hat MISLAWSKY (1909, p. 681—697) gegeben. Seine Abbildungen werden durch diejenigen GRESCHIK's (tab. 2, fig. 20—25) bestätigt. Es kommt nicht immer zur Bildung von runden Blasen mit Stiel; hat sich eine Secretmasse am Lumen angesammelt oder etwas basalwärts von ihm und ist zum Drüsenkanal gelangt, so nimmt sie an Größe zu, haftet aber noch in ihrer ganzen Breite der Zelle an (Fig. 18). Die Massen erreichen oft große Ausmaße, ehe sie sich von den Zellen losreißen, wobei sie sich mit denen benachbarter Zellen häufig verbinden. Nach ihrer Löslösung treiben sie als große, blasige Ansammlungen in den Ausführungsgängen, behaftet mit Protoplasmafetzen und größeren oder kleineren Granula, die wahrscheinlich infolge zu schneller Secretion mitgerissen wurden. Die Streitfrage, ob die Lösung der Granula in Secret bei serösen Speicheldrüsen innerhalb der Zelle oder im Kanallumen vor sich geht (M. HEIDENHAIN, 1907, p. 385), beantworte ich mit Rücksicht auf meine Präparate folgendermaßen: der größte Teil aller Granula verflüssigt sich im Zellinnern, der mitgerissene oder selbst von der Zelle ausgestoßene Teil geht im Ausführungsgang in Lösung; denn die Anzahl der dort befindlichen serösen Granula scheint mir zu groß, als daß sie für die Secretion wertlos sein könnten. Daß die Entleerung aus der Zelle oft mit Wucht geschieht, beweisen die vielen Zellkerne, die mit den Secretmassen vereint im Drüsenlumen treiben. Das ist verständlich, weil die Kerne meist im Augenblick der Secretion am Lumenrand liegen. Mit dieser Kernlage hat die

Secretion als solche nichts zu tun; denn sie geht auch vor sich, während der Kern sich noch in der Mitte befindet.

C. Gemischte Drüsenzellen.

Übergang von serösen zu mukösen Drüsenzellen.

Um zu entscheiden, ob die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen bei den erwähnten Finken nur seröse Zellen enthalten, wandte ich zusammen mit einem sauren Farbstoff, etwa dem Lichtgrün, Mucikarmin an. Dabei ergaben sich überraschende Befunde, denn neben den ausgesprochen grün gefärbten, serösen Zellen vom Typus der in Fig. 19 aufgestellten wies das mikroskopische Bild zahlreiche Drüsenzellen auf, die sowohl rot als auch grün gefärbt waren, also Zellen, die gleichzeitig mukösen wie serösen Charakter besaßen. Dabei wären die Fragen zu entscheiden, ob 1. die betreffenden Zellen gleichzeitig wie muköse und seröse wirken, ob sie 2. nur als verschiedene Zustände ein und derselben Zellart aufzufassen sind. Zunächst eine Beschreibung einzelner Zellen, wie ich sie in Unterkiefer- und Mundwinkeldrüsen von *Pyrrhula vulgaris* und *Fringilla spinus* vorfand (Fig. 21—26). An manchen Zellen tritt am Lumenrand ein feiner, roter Strich auf, an Farbintensität vollkommen der Schleimzellenfärbung gleichend (Fig. 21). Bei einzelnen ist der Strich in viele, kaum wahrnehmbare Granula aufgelöst, die sich nur vermöge ihrer leuchtenden Farbe als Kugelgebilde vom farblosen Drüsenkanal abheben. Andere führen am Rand nur wenige Körnchen. Im übrigen ist das Plasma der Zelle grün gefärbt, der Kern heller, die Granula sind dunkler. Der Kern ist entweder rund oder länglich, liegt bald näher der Zellmitte, bald näher dem Lumen. Die grünen Granula weichen in keiner Weise von den serösen ab. Sie stehen hier vielfach in Längsreihen angeordnet, was teils am Rande, teils basalwärts vom Kern deutlich zu erkennen ist. Der anfänglich dünne, rote Strich verbreitert sich nach dem Zellinnern zu (Fig. 22). Die Granula in ihm sind so winzig, daß sie kaum sichtbar sind; um so deutlicher bleiben die grünen Granula. Der Streifen wächst zu einem Secretballen an, der kuppenförmig der grünen Zelle aufsitzt (Fig. 23). In ihm erkennt man schon den ins Innere hereinwachsenden Schleimbecher, der neben mucinerfüllten, hellroten Waben im Plasmagerüst kleine Granula enthält, deren Größe der Deutlichkeit wegen in vorliegender Abbildung etwas übertrieben ist. Das unter der Kuppe gelegene Zellplasma nimmt rötliche Färbung an. Bei einigen hierfür besonders günstigen Zellen sieht man in dieser Zone rote

Granula auftreten, deren Umrisse ich ebenfalls bestimmter wiedergegeben habe. Die basalen Granula sind grün. Der Übergang von grüner in rote Färbung unter der Schleimkuppe geschieht unmerklich. Die Secretmasse gewinnt immer mehr Raum in Form eines unregelmäßig begrenzten Ballens, der ins Lumen vorgewölbt ist (Fig. 24), oder eines Bechers, welcher am Rand napfförmig vertieft sein kann (Fig. 25). Zuweilen ist der Chromatingehalt des Kerns derart gering geworden, daß der Kern infolge seiner Helligkeit kaum oder gar nicht gesehen wird. Die Größe des Schleimbeckers wechselt. In den meisten Fällen senkt er sich nicht bis zur Zellbasis. Häufig beginnt sich die Zelle schon ins Lumen vorzubuchten, wenn die Schleimmasse noch verhältnismäßig gering ist. Das Secret wird blasenförmig entleert, wobei die ganze Blase ausgestoßen wird (Fig. 26). Vereinzelte rote Granula bleiben am Zellschleim haften. In diesem Zustand ist die Zelle nur von grünen Granula erfüllt; eine Spur rötlicher Färbung ist am Plasma in der Nähe des Lumenrandes zu sehen, wo auch der Zellkern liegt. Das Wachstum des Secretbeckers, seine Verflüssigung und Ausstoßung ins Lumen zeigen den für die Secretion muköser Zellen normalen Verlauf. Außer den geschilderten Zellen sind mir solche aufgefallen, die gleichzeitig grünes und rotes Secret ausgestoßen haben, das grüne in Kugelform am weitesten ins Lumen vorgeschoben, das rote noch durch einen dünnen Schleimstiel in Verbindung mit der Zelle. Ich muß also annehmen, daß diese Drüsenzellen zu gleicher Zeit oder hintereinander muköses und seröses Secret entleeren, also gemischten Charakter tragen. Die Auffassung einer gemischten Zelle (aus der „Parotis“ des Huhnes) begegnet uns zuerst bei RANVIER (1884, nach OPPEL, 1900, p. 554), „gemischt, nicht durch die Mischung von mukösen und serösen Zellen, sondern durch den gemischten Charakter ihrer Elemente“, wie es GIACOMINI (1890, p. 206) wiedergibt. Ich habe die *Gl. angularis oris* von *Gallus* nicht daraufhin untersucht. Die Forderung GIACOMINI's (p. 206), ein absolut verschiedenes morphologisches oder physiologisches Merkmal aufzustellen, das die gemischten Zellen von den anderen unterscheidet, erscheint mir zu weit gegangen, weil die „gemischten“ Zellen auf Grund ihrer Zusammensetzung Merkmale von beiden Zellarten aufweisen müssen. Die zweite Frage ist trotz der Feststellung gemischter Zellen nicht hinfällig; denn die Ausführungsgänge enthalten viele Zellen, die weder ausgesprochene rote noch bestimmte grüne Färbung besitzen, sondern eine Zwischenfärbung mit Überwiegen nach Rot hin zeigen (Fig. 27). Sie ist nicht immer in der

ganzen Zelle vertreten, meist beschränkt sie sich auf die dem Lumen zugewandte Hälfte. In der Zelle sind vereinzelte grüne Granula zu sehen. Von diesen Zellen nehme ich nicht mehr an, daß sie seröses Secret bilden; sie scheinen einen Übergang zum mukösen Typus darzustellen, wobei sich die anfänglich grünen Granula in rote umwandeln. Der seröse Zustand der Granula ist in diesen Zellen der Vorläufer des mukösen oder die Vorstufe des Mucins. Nur bei den Finken und bei den später zu erwähnenden Spechten habe ich die mucigene Stufe in deutlichen Granula vorgefunden.

D. Abweichende Schleimzellen.

Außer den serösen, den gemischten und den im Übergang zu mukösen Zellen befindlichen enthalten die Drüsenausführgänge der Gl. mandibularis externa und angularis oris, wie ich besonders von *Fringilla spinus* nachweisen will, noch eine Art muköser Zellen, die sich von den gewöhnlichen streng unterscheiden. Daß es sich um mucinliefernde Zellen handelt, wird durch spezifische Schleimfärbungen bestätigt, die ich zur Kontrolle anwandte. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin kombiniert mit Rubin fallen im mikroskopischen Bild unter der Menge der schwarz granulierten Zellen leuchtend rote auf, die schon bei schwacher Vergrößerung deutlich wahrnehmbare Granula erkennen lassen, bei einer Vergrößerung, bei der man sonst von Schleimgranula nichts sieht (Fig. 28). Mit Eisenhämatoxylin-Thionin gefärbt zeigen die großen Schleimgranula gegenüber den blauvioletten, gewöhnlichen ein fast reines Rot (Fig. 29). Bei Lichtgrün-Mucikarmin-Färbung erregen sie durch intensiveres Rot die Aufmerksamkeit. Die Mucikarmintönung beweist am besten ihren mukösen Charakter. Daß diese Schleimgranula jedoch nicht mit denen der Tubuli identisch sind, geht einmal aus dem bedeutenderen Größenunterschied beider hervor; ferner sind erstere besser konservierbar und demnach nicht so leicht zerfließlich wie diese. Auffallend ist die geringe Anzahl der abweichenden Schleimzellen; in manchen Quer- und Längsschnitten fand ich nicht eine einzige Zelle dieser Art. Im allgemeinen kommen die Zellen mit den abnorm großen Schleimgranula vereinzelt vor. Selten treten sie zu 2—3 nebeneinander auf; das gilt besonders von dem Teil der Speicheldrüsen, wo der breitere Sammelkanal sich in Endröhrchen aufteilt. Am Übergang vom serösen zum Schleimepithel habe ich sie niemals angetroffen. Eine Ausnahme bezüglich ihres seltenen Auftretens machen sie in den Abschnitten der Ausführgänge, die unmittelbar an das

äußere Epithel angrenzen, also an den Mündungen der betreffenden Drüsen, wo ich sie an das Plattenepithel anstoßend vorfand. So zählte ich unter den 51 Zellen, die ein Schnitt von einer Drüsenmündung aufwies, 14 Zellen mit großen Schleimgranula; andere Querschnitte besaßen ausschließlich solche Zellen. Warum diese Schleimzellen eine Lage möglichst nahe der Mundhöhlenschleimhaut bevorzugen, kann ich nicht sagen. Ob sie vielleicht ein wirksameres Secret als die Endröhrchen liefern, das schneller an seinen Bestimmungsort gelangen soll? Die Schleimzellen mit großen Granula sind fast immer höher und breiter als die benachbarten Zellen; die größten Zellhöhen schwanken innerhalb 0,018 und 0,029 mm; als Maximalbreite fand ich 0,012 mm gegenüber 0,015—0,017 mm Höhe und 0,006—0,0075 mm Breite in den gewöhnlichen Schleimzellen. Das Querschnittsbild der abweichenden Schleimzellen ist meist ein unregelmäßiges Fünfeck (Fig. 30). Die größten Granula betragen im Durchmesser 0,0018—0,0022 mm. Übereinstimmend mit den typischen Schleimzellen liegt der Kern an der Zellbasis, jedoch nimmt er in den abweichenden nicht die ganze Basisbreite ein. Hier ist der abgeplattete Kern nicht ein Merkmal für eine mit „reifen“ Granula oder mit fertigem Schleim erfüllte Drüsenzelle, weil er diese Form sowohl bei breiter, prall gefüllter als auch bei fast leerer Zelle besitzt. Es kommen flache Kerne neben runden, basalständigen vor; die runde Kernform findet sich bei secretergefüllten Schleimzellen und auch bei solchen, deren Granula noch im Wachstum begriffen sind. Selten liegt der Kern mit seiner Längsachse in der Zelle (Fig. 33). Auch diese Lage steht in keinem Zusammenhang mit dem Granulationszustand. Wenn sich der Kern etwas von der Basis entfernt hat und bis zur Zellmitte vorgerückt ist, wird er häufig durch heranwachsende Granula zur Seite gedrängt. Aus dem Chromatingehalt des Kerns lassen sich schon eher Zusammenhänge mit der jeweiligen Granulation feststellen, denn mit zunehmendem Wachstum verliert sich das Chromatin, in prall gefüllten Zellen ist der Kern daher zwischen den großen Granula nicht zu erkennen. Mit Thionin gefärbt erscheinen die in der ganzen Zelle verteilten kleinsten Granula schmutzig blaugrün. Von dem Entstehen und dem weiteren Wachstum innerhalb des Plasmagerüsts konnte ich nichts sehen; überhaupt spielt das Plasma nicht solche Rolle wie in den übrigen Schleimzellen. Die roten Tönungen der abweichenden Form rühren nicht von einem solchen gefärbten Protoplasma her, sondern von durchschimmernden Granulamassen. Mit wachsender Größe nehmen

die Granula Rotfärbung an, wobei die der Verflüssigung am nächsten stehenden am lichtesten sind; zwischen den dunklen und hellroten liegen mannigfache Farbenübergänge. Die runde Form überwiegt die längliche und eckige. Bei weiterer Ausdehnung wandern die großen Granula nach dem Zellumen hin, auch die kleineren strömen nach, so daß die Zellbasis granulafrei und hell aussieht (Fig. 33 u. 34). Die großen Granula üben am Zellrande einen Druck aus, wodurch sich die Zelle weit über den Rand der benachbarten ausdehnt (Fig. 35). Es hat den Anschein, als ob die Schleimgranula zu größeren Einheiten zusammenfließen, weil die Zellen mit großen, hellroten Granula deren viel weniger besitzen als die mit kleinen (vgl. Fig. 31 u. 36). Die Schleimentleerung vollzieht sich in dreifacher Form. 1., die Zelle entläßt durch den Druck von großen Granula diese durch die gesprengte Zellmembran; sie verflüssigen sich erst in den Ausführungsgängen. 2., die Zellen entleeren den Schleim blasenförmig; zuweilen sind sämtliche Granula vor der Entleerung schon flüssig, wobei die Zelle vollständig vacuolisiert erscheint. 3., die häufigste Art der Entleerung ist mit einem Ausstoßen der ganzen Zelle verbunden. In dem Maße, wie sich die Zelle am Lumenrand vorbuchtet, entfernt sie sich von der Basalmembran (Fig. 36). Der Lumenrand wird unregelmäßig, der basale, granulafreie Teil zieht sich zu einem Plasmafetzen aus, der kaum noch die Verbindung mit der übrigen Zelle behält. Fig. 38 stellt eine Zelle dar, die sich aus dem Verbände allmählich gelöst hat, deren Granula aber noch nicht alle verflüssigt sind. Oder die Schleimzelle wird durch den Druck der Nachbarzellen, die deren Raum allmählich einnehmen, aus dem Verbände herausgeschoben. Dabei reißt der Lumenrand ein, ein Teil des vorhandenen Schleimes wandert in den Gang und zieht dabei Plasmafetzen und kleine Granula mit sich; die übrigen sich verflüssigenden Granula folgen mit dem Zellrest.

IV. Insectenfresser.

Turdus merula L.

Die Mehrzahl der Insectenfresser hat mit den Körnerfressern 3 Paar parallel dem Dentale gerichtete, spitz auslaufende Unterkieferdrüsen gemein.

Bei *Turdus merula* findet sich als Gl. mandibularis externa eine kompakte, 1,5 cm lange, durchschnittlich 2,4 mm breite Drüsenmasse,

die sich aus Schlauchdrüsen und vielen in der 2. Hälfte liegenden, vereinzelt, rundlichen oder länglichen Drüsen zusammensetzt. Schnittserien zeigen als Hauptdrüsenmasse 2 durch die ganze Gruppe sich hindurchziehende, zusammengesetzt-tubulöse Drüsen. Sie münden in 13 resp. 15 mm Entfernung von der Unterschnabelspitze aus. In der Mundwinkelgegend beschreiben sie eine leichte, nach dem Mundwinkel hin konvex gerichtete Krümmung. In der 1. Hälfte bleibt die Breite der Schläuche, die nach dem Innern zu Falten entwickeln, ungefähr gleich, nämlich 0,25 mm; von der 2. Hälfte an nimmt sie allmählich zu. Ihr Maximum von 0,5 mm liegt im caudalen Ende eines jeden Schlauches. Fast alle übrigen kleinen Drüsen sind verästelt-tubulös. Ihre größten Drüsenmündungen ziehen sich an der Längspapillenreihe der Unterschabelschleimhaut entlang.

Die Gl. mandibularis medialis ist 1,2 cm lang und nur halb so breit wie die äußere Unterkieferdrüse. Sie besteht aus mehreren langgestreckten, einer großen Anzahl kleinerer zylindrischer Drüsen und mehreren rundlichen am caudalen Ende hintereinander gelegenen Drüsen. Während die Schlauchdrüsen fast ganz mit der Längsrichtung des Schnabels zusammenfallen, liegen die übrigen teils recht-, teils spitzwinklig zu ihr. Die Drüsen zeigen meist verästelt-tubulösen Bau, der auch bei den schlauchförmigen Drüsen den zusammengesetzt-tubulösen, erst am caudalen Ende auftretenden Typus überwiegt. Das Hauptlumen ist zentral, die Tubuli, resp. die kurzen Nebensammelgänge, gehen radiär von ihm aus. Einzelne verästelt-tubulöse Drüsen besitzen alveoläre, stellenweise gegabelte Endröhrchen.

Die Gl. mandibularis interna enthält eine 6 mm lange, durchschnittlich 0,3 mm breite Drüse und zahlreiche besonders in der vorderen Hälfte gelegene kleine, rundliche Drüsen, die sich der gestreckten anschmiegen. Die längliche Drüse ist von gleichem Bau wie die entsprechenden der mittleren Gruppe.

Alle Unterkieferdrüsen haben starke bindegewebige Umhüllungen, die zwischen die einzelnen Drüsenläppchen dringen und sich stellenweise so stark zwischen die Basalmembranen der ins Lumen vorspringenden Ausbuchtungen schieben, daß diese kolbig erweitert erscheinen.

Nach MECKEL (1829, p. 479) sollen die vorderen Unterkiefer- und die Zungendrüsen fehlen (ebenfalls bei *Sturnus* und *Oriolus*). Die Bezeichnung „vordere“ und „hintere“ Unterkieferdrüse halte ich in diesem Falle nicht für zweckmäßig, weil die Gruppen mehr

neben- als hintereinander liegen. GIEBEL (1858, p. 22) erwähnt die dichtgedrängten Öffnungen der Schleimdrüsen auf dem „Zungenhals“.

Die Gl. linguales inferiores erstrecken sich in einem 4 mm langen, im Maximum 0,4 mm breiten Streifen von der Zungenpapillenabgrenzung dicht neben dem Entoglossum nach vorn. Wie bei der Gl. mandibularis interna zieht sich durch die Gruppe eine zusammengesetzt-tubulöse Drüse hindurch, der in der hinteren Hälfte kleine, eiförmige Drüsen angelagert sind, teils verästelt-, teils alveolo-tubulös gebaut.

Die ovalen Gl. linguales superiores erfüllen den ganzen Zungengrund. Sie umsäumen die Larynxspalte und setzen sich beiderseits in einem caudal sich verjüngenden Streifen auf dem Kehlkopf fort, gehen also unmerklich in die Gl. cricoarytaenoideae über, die wie sie verästelt-tubulösen Bau haben. Die Gl. linguales superiores und cricoarytaenoideae besitzen verhältnismäßig große Drüsenöffnungen, teilweise 0,14 mm breit. Sie bilden an der Seite und am Beginn der Kehlkopfspalte eine durchschnittlich 0,35 mm breite Schicht; in der Mitte, wo sie nicht so zahlreich stehen, ist die Schichttiefe etwas geringer. Am dichtesten stehen sie an den äußersten Kehlkopfpapillen.

Die Gl. maxillares münden 1,3 cm von der Schnabelspitze entfernt. Jeder der 0,2 mm weiten Mündungsschläuche verbreitert sich am hinteren Ende bis zu 0,8 mm, wo er stark gelappt erscheint. Die Drüsen ziehen sich in gerader Richtung bis zur halben Choanenspalte. Der anfänglich runde Querschnitt geht allmählich in einen elliptischen über.

Die Gl. palatinae posteriores bedecken das ganze Gaumenfeld mit in Längsreihen angeordneten Drüsen. Am Gaumenrand und besonders an der Choanenspalte stehen sie etwas dichter. Hier bilden sie einen 1,3 cm langen, 2 mm breiten Streifen, der sich aus vorwiegend länglichen Drüsen zusammensetzt.

Die Gl. pterygoideae, die gleich den hinteren Gaumendrüsen verästelt-tubulös sind, bilden eine dichtere Drüsenfläche als diese, besonders an der mittleren Infundibularspalte. Sie nehmen ein 0,3 cm hohes, 0,4 cm breites Feld ein. Die Submucosa ist reich mit Leucocyten durchsetzt, so daß manche Drüsen vollständig von ihnen umgeben sind. — Die Gl. angularis oris ist bei *Turdus* (und auch bei *Sturnus*) nach MECKEL (1829, p. 479) sehr groß; sie wird nämlich 1,2 cm lang. Im Munkwinkel handelt es sich in Wirklichkeit um zahlreiche Drüsen, deren bedeutendste die langgestreckte ist, in

deren Mündungsgebiet die übrigen rundlichen Drüsen liegen, welche die Verbindung zwischen Gaumen- und Unterkieferdrüsen herstellen. Die eigentliche Gl. angularis oris ist eine zusammengesetzt-tubulöse Drüse mit zentralem Hauptsammelgang und vielen, kleinen Drüsenläppchen, die wegen ihrer dichten Lagerung aneinander erst im aufgehellten Präparat deutlich hervortreten. Die Drüse ist an der Mündung 0,5 mm breit, am caudalen Ende wächst sie auf das Doppelte an. Die unregelmäßig geformten Drüsenläppchen haben durchschnittlich 0,3 mm Breite. Die Lumina zeigen unregelmäßig gestaltete Querschnitte. Die kleinen Drüsen sind verästelt-tubulös.

Bei *Turdus merula* habe ich in den langgestreckten schlauchförmigen Unterkiefer- und den vorderen Gaumendrüsen ein Schleim-epithel vorgefunden, das bei mehreren Exemplaren, bei verschiedenen Fixationen stets dasselbe vom gewöhnlich vorkommenden unterschiedliche Verhalten zeigt.

1. Färbung nach WEIGERT:

Die Schlauchdrüsen enthalten in ihrer bindegewebigen Scheide einschließlich ihrer Läppchen mehr elastische Fasern als die kleinen Drüsen; bei ersteren kommen sie sogar in der Bindegewebsschicht zwischen je 2 Drüsenzellschichten vor.

2. Färbung mit Eisenhämatoxylin:

Die Drüsenzellen der Drüsen sind meist doppelt so hoch wie die der Schlauchdrüsen, nämlich oft 0,03 mm, teilweise noch mehr. In beiden Fällen handelt es sich um secretergefüllte Zellen mit plattem, basalständigem Zellkern. Die Zellen der kleinen Drüsen sind schlechter fixiert als die der großen. Bei Anwendung von Sublimat-Eisessig sind erstere am Lumenrand oft geradezu zerflossen, während die letzteren gut erhalten bleiben. Im Ausführgang der Schlauchdrüsen finden sich neben fädigem Schleim runde Tropfen von verschiedener Größe, die ich auch in den Waben angrenzender Drüsenzellen sah.

3. Färbung mit Thionin-Eosin.

Die Zellen der Drüsen erscheinen blauviolett, die der langgestreckten Drüsen rot. Die sehr kleinen, im Netzwerk liegenden Granula treten bei ersteren schärfer hervor. Im blauvioletten, fädigen Schleim der Schlauchdrüsen liegen, abgesehen von winzigen Granula und Plasmafetzen, viele Sekretkugeln von mannigfacher Färbung. Teils sind die Kugeln oder Tropfen homogen und rot, teils haben sie die Form eines riesigen, mit Halbmondstruktur versehenen Granulums, dessen Halbmondkappe in allen möglichen Über-

gängen von rot nach blau variiert. Das in die Höhlung des Halbmonds hineinpassende, ihn zur Kugel ergänzende Bläschen ist lichter. Wo sich solche Secretkugeln von der Zelle lösen oder sich kurz vor der Ablösung befinden, liegt immer die dunkle Kappe lumenwärts.

4. Färbung mit Gentianaviolett:

Die Granula sind in den kleinen und großen Drüsen tief blauviolett. In letzteren sind sie nur spärlich vertreten, in ersteren drängt sich eins an das andere; daher ist die Gesamtfärbung bei ihnen intensiver.

5. Färbung mit Gentianaviolett-Eosin.

Der blane Ton in den Drüsenzellen der Schlauchdrüsen ist durch den roten fast vollständig verdrängt; nur hier und da sind einzelne blaue Granula zu sehen.

6. Färbung mit Lichtgrün-Mucikarmin:

Beide Drüsen sind stärker durch die Färbung unterschieden, die der kleinen leuchtend rot, die der großen blaßrot. In dem fädigen, roten Schleim der Schlauchdrüsen finden sich einzelne sowie Haufen von mehr oder weniger homogenen, grünen Tropfen. Die in den Gängen liegenden grünen Teilchen von unregelmäßiger Form rühren meiner Meinung nach von dem grünlichen Protoplasma her, das als Mantel die Zelle umgibt und ins Innere Ausläufer entsendet; bei der Secretion wird es mit herausgerissen. In den Drüsenzellen der Drüsen konnte ich im Innern und im Lumen keine grünen Tropfen finden. Ihre Schleimgranula erwiesen sich bis zur Grenze der Sichtbarkeit hinab als rot.

Ich halte die grünen Kugeln in den Zellen und im Ausführgang der Schlauchdrüsen für Mucigen. Ähnlich sich färbende Gebilde fand GUIEYESSE-PELLISIER (1912, p. 910—912) bei derselben Doppelfärbung im Intestinalepithel von *Scyllium catulus*, die er für die Vorstufe des Mucins hält. Diese Vorstufe konnte ich nicht als Granula finden. Die Schlauchdrüsenzellen sind nicht serös, weil ihnen solche Zellform fehlt, weil Verdauungsversuche auf Stärke mit Unterkiefer- und vorderen Gaumendrüsen bei der TROMMER'schen Probe keinen roten Niederschlag ergaben. Für die Drüsen und die Schlauchdrüsen ergibt sich als Hauptunterschied, daß erstere sofort Mucin, letztere zunächst Mucigen liefern. Übergangszustände von Mucigen in Mucin, wie sie M. HEIDENHAIN (1907, p. 362—363) und NICOGLU (1893, p. 421) an den Hautschleimdrüsen von Triton beobachteten, sah ich bei *Turdus* nicht. Daß das Mucigen Tropfenform annimmt, ist vielleicht seiner „zähflüssigen“ Beschaffenheit zu-

zuschreiben, die MÜLLER (1898, p. 642) als ein Merkmal für die Schleimstufe aufstellt.

Sturnus vulgaris L.

Der Unterkiefer enthält dieselben Drüsengruppen wie *Turdus*. Weitere Ähnlichkeiten liegen im Bau der Gl. mandibulares externae, der Gl. linguales inferiores und der Gl. angularis oris. — Die äußere Unterkieferdrüse erreicht 2,2 cm Länge, sie wächst caudalwärts von 0,5—2,5 mm Breite an. Im Kieferwinkel sind 2 große Drüsenöffnungen zu sehen, die Ausmündungen schlauchförmiger Drüsen, die sich wie bei *Turdus* durch die ganze Gruppe hindurchziehen. Jede dieser zusammengesetzt-tubulösen Drüsen ist im oralen Abschnitt 0,2, im caudalen 0,5—0,6 mm breit. Der mittlere und hintere Teil der Gl. mandibularis externa enthält rundliche und längliche Drüsen, deren Öffnungen in Längsreihen stehen.

Die Gl. mandibularis medialis bildet eine 1,5 cm lange, 0,1 cm breite Gruppe von wenigstens je 24 Drüsen. Das orale Ende ist 0,7 cm von der Schnabelspitze und 0,3 cm von der äußeren Gruppe entfernt.

Die Gl. mandibularis interna hat ihr vorderes Ende an der Ansatzstelle der Zungenbeinhörner an das Basihyale; ihr hinteres Ende ist so gerichtet, daß es mit der mittleren Gruppe einen spitzen Winkel bildet. Sie ist 1 cm lang, 0,5 mm breit und besteht wenigstens aus je 16 Drüsen. Die Beschreibung MECKEL's (1829, p. 479), daß „die Unterkieferdrüse ein langer, weiter, einfacher, blinder Darm sei“, könnte teilweise nur für die Schlauchdrüsen aus der Gl. mandibularis externa passen.

Die Gl. linguales superiores bedecken den ganzen Zungengrund mit dichtstehenden, rundlichen bis ovalen Drüsen.

Die Gl. cricoarytaenoideae liegen spärlich einzeln hintereinander an den Außenrändern des Kehlkopfes.

Die Öffnungen der Gl. maxillares befinden sich im Abstand von 0,8 cm von der Schnabelspitze.

Die Gl. palatinae posteriores beginnen vorn an der Choanenspalte, wo sie sich in einem durchschnittlich 1,5 mm breiten Streifen bis zu den Rachenpapillen hinziehen und in die dort befindlichen dichter stehenden Gl. pterygoideae übergehen. Das übrige Gaumenfeld ist erst 0,5 cm hinter dem Beginn der Choanenspalte mit sehr kleinen Drüsen durchsetzt.

Die Gl. angularis oris wird von MILNE-EDWARDS (1860, p. 228)

als lang und schmal bezeichnet. Sie ist eine 1 cm lange Drüse, die schmal beginnt und bis auf 1,5 mm Breite anwächst. Wie bei *Turdus* enthält der Mundwinkel noch eine Reihe kleiner Drüsen.

Oriolus galbula L.

Der Pirol besitzt im Unterkiefer zwei Hauptgruppen von Drüsen. Bei ihm liegen dieselben Ähnlichkeiten im Drüsenaufbau mit *Turdus* wie bei *Sturnus* vor.

In der Höhe des Mundwinkels verbreitern sich die Schlauchdrüsen der Gl. mandibularis externa durch eine reichere Verzweigung unregelmäßiger, in der Größe wechselnder Drüsenläppchen, so daß die Gruppe hier die Form eines dreieckigen Zipfels mit der Maximalbreite von 2,2 mm besitzt. Sie ist 1,3 cm lang. — Die Gl. mandibularis interna bildet je 3 parallel zueinander verlaufende Drüsenstreifen, für die ich eine fast gleiche Bezeichnung wähle, wie sie sich bei GIACOMINI (1890, p. 178—179) für die hinteren Unterkieferdrüsen vom Huhn findet. Alle bestehen aus vielen, hintereinander gelegenen Drüsen; alle konvergieren nach dem Kieferwinkel zu und sind am hinteren Ende durchschnittlich 1,5—2 mm voneinander entfernt. Die laterale Gruppe ist 1,8 cm lang und im Maximum 0,5 cm breit. Die intermediäre Gruppe hat 1 cm Länge und mit der lateralen gleiche Breite. Die mediale liegt an den Zungenbeinhörnern; sie besitzt 0,6 cm Länge. Im oralen Teil 0,1 cm breit, verschmälert sie sich im caudalen auf die Hälfte. Unabhängig von den genannten Gruppen treten vor den intermediären und medialen vereinzelte kleine Drüsen auf.

Das Vorhandensein von Gl. linguales wird durch Drüsenöffnungen an den Zungenrändern und am Zungengrund erwiesen. Die Gl. linguales inferiores liegen in einem 4 mm langen Drüsenstreifen, der im hinteren Zungenabschnitt 0,6 mm breit ist. Die Gl. linguales superiores setzen sich aus länglichen Drüsen mit großen Öffnungen zusammen, die am dichtesten an den Zungenpapillen und am oralen Larynxspalt stehen. — Die Gl. cricoarytaenoideae sind wie bei *Sturnus* entwickelt.

Mit einer äußeren und inneren Gruppe sind die Gl. palatinae posteriores vertreten; jede ist 3 mm breit. Letztere liegt dicht an der Choanenspalte, erstere in 2 mm Entfernung vom inneren Streifen. Beide münden mit großen Öffnungen. Die Gl. pterygoideae stellen eine Drüsenfläche von je 0,3 cm Höhe und Breite dar.

Die Gl. angularis oris gleicht der von *Sturnus*.

Corvus frugilegus L.

Über *Corvus* bzw. die Rabenarten bringt die Literatur einzelne Angaben. Bei MECKEL (1829, p. 479) heißt es, daß die Unterkieferdrüsen zu einer sehr großen Drüse verschmolzen seien, die aus vielen, langen, wenig vereinigten Blinddärmen bestehe, die sich hinter dem Unterkieferwinkel in die Mundhöhle öffnen. Die Zungendrüsen seien klein, die Mundwinkelndrüse dagegen (bei *Corvus*) reiche bis zum Gehörgang und besitze einen langen Ausführungsgang. *Corvus frugilegus* wird bei HÖLTING (1912, p. 33—34) eingehender behandelt. Nach ihm liegen im Unterkiefer je „drei gesonderte Drüsenpakete“, die er, von außen nach innen zu gehend, „obere, mittlere, untere“ Unterkieferdrüse benennt. An den beiden von mir untersuchten Exemplaren fand ich den ganzen Mundhöhlenboden mit Speicheldrüsen besetzt von unterschiedlicher Form und Größe. Wenn HÖLTING von den zahlreichen, kleinen, pflastersteinähnlich die Schleimhaut durchsetzenden Einzeldrüsen absah und nur die größeren, augenfälligeren Drüsenansammlungen als Gruppen beschrieb, so kann ich deren nur 2 finden; denn was er mit „oberer“ und „mittlerer“ Unterkieferdrüse bezeichnet, fasse ich als eine Drüsengruppe zusammen, da sie, lückenlos aneinander liegend, sich vom Unterkiefer bis zum Mundwinkel als einheitliches Ganzes hinzieht.

Die Gl. mandibularis externa ist 3 cm lang (gegen 1 cm bei HÖLTING), wobei der vom Dentale bedeckte Teil allein schon 2 cm beträgt. Die Drüse ist in der Mitte am breitesten, nämlich 0,6 cm. Das hintere Ende läuft 8—9 mm caudalwärts vom Mundwinkel in eine Spitze aus. Sie ist äußerst regellos zusammengesetzt. Die Hauptmasse wird von tubulösen Drüsen dargestellt, die im oralen Abschnitt fast senkrecht zur Längsrichtung des Schnabels verlaufen, im caudalen kleiner sind und vorwiegend in der Längsrichtung liegen. Der vordere Teil bildet eine 3,5—4 mm breite Drüsenlamelle, wobei jede Drüse eine Länge von 2—3 mm hat; ihre Maximalbreite schwankt zwischen 0,5—0,6 mm. Außerdem wird die Gruppe in ihrer ganzen Länge von Drüsen durchzogen, die einen langen Ausführungsgang mit Öffnung im Kieferwinkel besitzen. Da der orale Teil schon aus mehr als 8 Einzeldrüsen besteht, so entspricht die Anzahl von 6—8 Öffnungen, die HÖLTING für die „mittlere“ Unterkieferdrüse angibt, nicht meinen Befunden.

Die Gl. mandibularis interna teilt den zwischen Gl. mandibularis externa und den Zungenbeinhörnern gelegenen drüsigen Mundhöhlen-

boden in 2 Abschnitte. Der nach außen gelegene Teil enthält größere, dickere Drüsen als der innere. Die Anordnung in Längsreihen ist deutlich. Das Drüsenfeld des Mundhöhlenbodens beträgt bei ausgebreiteter Schleimhaut in der Höhe des Mundwinkels 2 cm jederseits, abgesehen von den beiden Drüsengruppen. Die Gl. mandibularis interna hat ihr vorderes Ende 4 cm von der Schnabelspitze entfernt; sie ist 2,5 cm lang und besteht aus zahlreichen tubulösen Drüsen, die dicht nebeneinander und im oralen Teil senkrecht zur Mittelebene stehen. Im hinteren Teil nehmen sie schrägen Verlauf an. Die größte Drüse ist 4,2 mm lang; die Hauptbreiten betragen 0,5—0,8 mm. Im allgemeinen unterscheiden sich die Breiten der Gruppen am vorderen und hinteren Ende wenig. Sowohl äußere als auch innere Unterkieferdrüsen erscheinen im aufgehellten Bild verästelt-tubulös. OWEN (1868, § 147) sieht in den Unterkieferdrüsen, die „eine Serie unverzweigter, kegelförmiger Follikel oder Tubuli mit Einzelöffnungen“ darstellen, die „einzigen Spuren vom Speicheldrüsen-system“.

Die von HÖLTING nicht erwähnten Zungendrüsen bilden mit ihren beiden Abschnitten eine zusammenhängende Fläche. Ihre zahlreichen Mündungen sind auf dem ganzen Zungengrund, den Zungenrändern und außerdem noch auf der Unterseite der Zunge größtenteils schon mit unbewaffnetem Auge zu sehen. Die Gl. linguales sind in dem an den Zungenpapillen angrenzenden Abschnitt des Zungengrundes klein und rundlich, im übrigen bis zu 1,6 mm langgestreckt.

Bei *Corvus* nehmen die Gl. cricoarytaenoideae die für diese Gruppe charakteristische Lage an den Rändern der Larynxspalte und der Kehlkopfpapillen ein. Auf den davon begrenzten Flächen stehen sie einzeln.

Bei den Gl. maxillares konnte ich nur eine Öffnung 2,3 cm von der Spitze entfernt sehen; kurz vor der Ausmündung teilt sich der Kanal in 2 Drüsenäste, die an der Mittellinie entlang laufen und caudalwärts schwach divergieren. Kurz vor der Vereinigung der Stränge beträgt ihre Breite je 0,25 mm.

Die Gl. palatinae posteriores (HÖLTING spricht nur von einer „Drüse am Gaumendach“) beginnen oral 1,3 cm vor der Choanenspalte, wo sie in eine Spitze auslaufen. Sie ziehen sich bis zum Mundwinkel herab; dort liegt ihre Maximalbreite von 1 cm. Sie sind am dichtesten an der Spalte und in dem Teil der Gaumenschleimhaut, der den äußeren Rand des Palatinums bedeckt. Das

mittlere Gaumenfeld ist nur in der Höhe des Mundwinkels vollständig mit Drüsen besetzt, die hier kleiner, eiförmig beschaffen sind und in Längslinien liegen, während sie an der Choanenspalte meist größer und regellos angeordnet sind. Die verästelt-tubulösen Drüsen des mittleren Feldes besitzen durchschnittlich 0,5 mm Länge und 0,3 mm Breite.

Nach PILLIET (1893, p. 473—476) hat die Krähe im mittleren Drittel des Schnabels überhaupt keine Drüse. — Die Gl. pterygoideae nehmen eine Drüsenfläche von 5 mm Länge und 6 mm Maximalbreite ein. Durch mehrere übereinander gelagerte Schichten gehen sie tiefer als die Gaumendrüsen in die Submucosa hinein, erreichen jedoch nicht 3 mm Dicke, die HÖLTING für die Gl. palatinae angibt.

Die Gl. angularis oris ist 1,3 cm lang und wächst im Verlauf von 0,2 auf 0,8 mm an.

Erithacus rubecula L.

Die an den Enden zugespitzte Gl. mandibularis externa trifft man vom Kieferwinkel an 1,4 cm lang neben dem Dentale; im Maximum ist sie 1,5 mm breit. Die Hauptmasse bilden 2 zusammengesetzt-tubulöse Drüsen mit langen, schmalen Ausführgängen.

Die Gl. mandibularis medialis, die 0,5 cm caudalwärts vom Kieferwinkel liegt, ist 1 cm lang. Während die äußere Gruppe sich am caudalen Ende verbreitert, hat die mittlere ihren größten Durchmesser von 1,5 cm in der oralen Hälfte, sie ist dicker als die äußere Gruppe. Sie besteht hauptsächlich aus schräg zur Mittelebene gerichteten Drüsen.

Die Gl. mandibularis interna wird von der vorderen Hälfte der mittleren Gruppe überdeckt, sie ist eine kleine, durchweg 0,4 mm breite, schlauchförmige Drüse.

Die Gl. linguales inferiores sind im hinteren Zungendrittel dicht zu beiden Seiten des Entoglossums in einer Breite von 0,2 mm zu finden (Fig. M *li*).

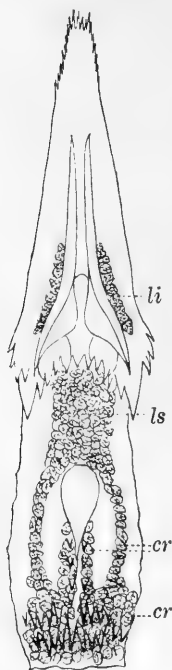


Fig. M. 1)

Erithacus rubecula L. Zunge (aufgehellt). 6 : 1.

1) Fig. M—Q mit dem ABBE'schen Zeichenapparat gezeichnet.

Die Gl. linguales superiores (*ls*) bilden eine gleichmäßig dichte Drüsendecke von den Zungenpapillen an bis zur Larynxspalte. Die durchschnittliche Breite des Feldes beträgt 1,7 mm; auf 2,5 qmm konnte ich 60 einzelne Drüschchen feststellen. Am vorderen Kehlkopf biegen die Zungendrüsen in 2 Ästen von 0,33 mm Breite um die Spalte herum und ziehen sich, indem sie einen Teil der Gl. cricoarytaenoideae darstellen, bis zu den Kehlkopf papillen hin.

Die übrigen Gl. cricoarytaenoideae umsäumen teilweise die Larynxspalte (*cr*).

Die Gl. maxillares begleiten fast die ganze Choanenspalte mit je 0,25 mm Durchschnittsbreite. Ihre Öffnungen stehen im Abstand von 0,6 cm von der Schnabelspitze.

Die Gl. palatinae posteriores laufen neben den vorderen Gaumendrüsen entlang. Oralwärts schmal beginnend, verbreitern sie sich allmählich und nehmen fast das ganze mittlere Gaumenfeld ein.

Die Gl. pterygoideae sind an den Rachenpapillen in gleichmäßiger Dichte anzutreffen.

Die Gl. angularis oris ist eine dünne, 0,6 cm lange Drüse mit der im Mundwinkel befindlichen maximalen Breite von 0,75 mm.

Regulus ignicapillus TEMM.

Das Goldhähnchen zeichnet sich durch verhältnismäßig stark entwickelte Unterkieferdrüsen aus.

Die dünne, schlauchförmige Gl. mandibularis externa ist 1,3 cm lang, am caudalen Ende mit 1 mm Durchmesser kolbig verdickt. Sie setzt sich aus 2, im Kieferwinkel knapp je 0,1 mm breiten, zusammengesetzt-tubulösen Drüsen zusammen, die erst am Ende je 0,7 mm breit werden und hier teilweise übereinander gelagert sind.

Die Gl. mandibularis medialis beginnt 1 cm hinter der Schnabelspitze. An beiden Enden ist sie zugespitzt, 7,5 mm lang und im Maximum 0,5—0,75 mm breit. Der vordere Teil gleicht dem von *Erithacus*.

Die Gl. mandibularis interna besteht wie beim Rotkehlchen aus einer einzigen schlauchförmigen Drüse von jedoch nur 0,2 mm Breite.

Die Gl. linguales inferiores bilden eine kleine Gruppe von höchstens 2 Drüschchen, die seitlich vom Entoglossum in der Höhe vom Ansatz des Basihyale liegen.

Bei den Gl. linguales superiores handelt es sich um rundliche Drüschchen verschiedener Größe, die den Zungengrund in 1 mm Breite

durchsetzen, wo sie zu 4—6 nebeneinander liegen; außerdem begrenzen sie den oberen Kehlkopf.

Die Gl. cricoarytaenoideae stehen hauptsächlich auf dem papillenfreien Felde des oberen Kehlkopfes, in schmalen Längsreihen angeordnet.

Die Gl. maxillares erstrecken sich nur bis zur Choanenspalte.

Die Gl. palatinae posteriores breiten sich auf dem ganzen Gaumenfeld aus, am dichtesten an der Choanenspalte, am spärlichsten zwischen Gaumen- und Rachenpapillen.

Von den Gl. pterygoideae gilt das Gleiche wie bei *Erithacus*.

Die Gl. angularis oris ist 5,5 mm lang, in der Mitte am dünnsten. Die Breite beträgt am Mundwinkel 1, am distalen Ende 0,5 mm.



Parus cristatus L.

Die Gl. mandibularis externa enthält zwei 1,5 cm lange, verästelt-tubulöse Drüsen mit im Kieferwinkel ausmündenden Sammelkanälen von je 0,1 mm Breite, die vom kolbig erweiterten Endstück deutlich zu unterscheiden sind. Sie wird im ganzen 1,2 mm breit, die einzelne Drüse etwas über die Hälfte. Nahezu im ganzen Verlauf liegen die beiden dicht nebeneinander.

Die Gl. mandibularis medialis ist meist durch 7 Einzeldrüsen gekennzeichnet, die schräg zueinander gelagert sind (Fig. N). Das vordere Ende einer jeden ist zugespitzt, das hintere abgerundet. Die Gruppe ist 5,5 mm lang; die Maximalbreite, in der vorderen Hälfte gelegen, beträgt 0,6 mm. Während die oralen Drüsen eine durchschnittliche Länge von 1,7—1,8 mm besitzen, erreichen die hintern meist nur 0,4 mm; die Durchschnittsbreite ist 0,25 mm.

Fig. N.

Parus cristatus L.
Gl. mandibularis medialis
(aufgeheilt).
32 : 1.

Dem Zungengrund seitlich dicht angelagert ist die Gl. mandibularis interna, die nur eine Drüse enthält. Sie beginnt vorn ungefähr in der Höhe der Zungenpapillen, ist etwa 3,33 mm lang, zylindrisch und überall 0,2 mm breit.

Die Gl. linguales superiores nehmen einen 3 mm langen, 1 mm breiten Drüsenstreifen zwischen Zungenpapillen und Kehlkopf ein. Am oberen Kehlkopfrand findet sich eine Drüsenanhäufung in Form eines dreieckigen Lappens, der mit der Spitze nach vorn gerichtet ist, dessen andere Enden die obere Spalte umstehen.

Die Gl. cricoarytaenoideae haben gleiche Lage wie bei *Erithacus*, die Gl. maxillares stimmen mit denen von *Regulus* überein.

Die Gl. palatinae posteriores bilden 2 Gruppen. Die äußere ist 3,33 mm lang, im Maximum 0,4 mm breit. Die Drüsen, von denen das vorderste und das hinterste am kleinsten sind, liegen einzeln in einer Längsreihe. Die innere Gruppe ist durch einen doppelt so langen Streifen, der sich aus runden und ovalen Drüsen verschiedener Größe zusammensetzt, besser kenntlich. Sie liegen 0,8 mm caudalwärts und 0,7 mm medialer von der äußeren Gruppe.

Das Drüsenfeld der Gl. pterygoideae ist 1,7 mm breit und 1 mm lang. Auf 0,25 qmm stehen durchschnittlich 6—7 Drüsen.

Die Gl. angularis oris ist eine 7 mm lange, gestreckte Drüse, deren distales Ende meist 5 Lappen aufweist. Dort hat sie eine Breite von 0,9, in der Mitte von nur 0,2 mm.

Parus palustris.

Im allgemeinen stimmen alle Drüsengruppen mit denen der Haubenmeise überein. Geringe Unterschiede finden sich bei folgenden: Die Gl. mandibularis medialis ist 0,8 mm breit. — Gl. linguales inferiores sind vorhanden; sie münden im hinteren Zungendrittel mit mehreren, feinen Öffnungen aus.

Die Gl. linguales superiores stehen zu ungefähr hundert auf dem Zungengrund.

Die äußere Gruppe der hinteren Gaumendrüsen ist 0,5—0,6 mm breit; die Drüsen liegen im Streifen zu mehreren nebeneinander.

Im Mundwinkel finden sich neben der sich kolbig erweiternden Hauptdrüse wenigstens noch fünf kleine Drüsen.

Aegithalus caudatus L.

Bei der Schwanzmeise sind die Gl. linguales inferiores durch je eine verästelt-tubulöse Drüse von etwa 0,5 mm Länge und 0,2 mm Breite vertreten.

Die Gl. linguales superiores liegen in einem nach den Zungenpapillen konvexen, an der Kehlkopfspalte konkaven Bogen. Die mit großen Öffnungen ausmündenden rundlichen Drüsen sind durchschnittlich 0,2 mm breit.

Die Gl. cricoarytaenoideae breiten sich unter den Kehlkopf-papillen noch in je zwei parallelen, 0,4 mm breiten Zügen aus, nämlich an der Larynxspalte entlang und an den Außenrändern der oberen Kehlkopfplatte.

Certhia familiaris L.

Die Unterkieferdrüsen sind im Verhältnis zum schmalen Kopf breit. Sie münden im Kieferwinkel in dicht nebeneinander stehenden Sammelgängen mit schmalen, länglichen Öffnungen. Der eigentlich drüsige Abschnitt der Gruppen beginnt etwa in der Höhe des Ansatzes des Thyrohyale an das Basihyale.

Die Gl. mandibularis externa erreicht eine bedeutende Länge, nämlich 1,5 cm; sie erstreckt sich noch 0,7 cm weit hinter dem Mundwinkel. Die Gruppe ist im Caudalabschnitt 1,7 mm breit und kolbenförmig angeschwollen. Sie verläuft dicht neben dem Dentale, von der Höhe des Mundwinkels an jedoch unter einer über sie gelegten Falte der Mundbodenschleimhaut, auf deren äußerer Wölbung die Gl. mandibularis medialis sich erstreckt. In der äußeren Unterkieferdrüse habe ich 2—3 langgestreckte, fast durchweg verästelt-tubulöse und einige kleinere Drüsen gleichen Baues vorgefunden. Die Sammelgänge der langen Drüsen liegen dicht nebeneinander; sie sind im Querschnitt bald rund, bald elliptisch, bald dreieckig. Ihre größten Durchmesser schwanken zwischen 0,10—0,19 mm. Alle haben weites Lumen und kurze Schleimtubuli. Wenn 3 schlauchförmige Drüsen vorhanden sind, sind gewöhnlich 2 besonders lang, die in ihrem mittleren und Caudalabschnitt äußerst dicht aneinander liegen. Die kürzere beginnt schon gleich hinter der Ausmündung Vorsprünge ins Lumen hineinzusenden, während bei den längeren die Innenfläche sich erst caudaler vergrößert. Die Tubuli gehen radiär vom Hauptlumen ab; die Sammelgänge liegen nicht streng zentral. Die Länge der Endröhrchen auf gleicher Höhe ist sehr verschieden, ihre Breite dagegen wechselt wenig. Ebenso wie die kleinen Drüsen gabeln sich die Tubuli vielfach im distalen Endabschnitt; ein ausgesprochener zusammengesetzt-tubulöser Typus kommt jedoch nicht zustande. Zuweilen nehmen sie alveolären Charakter an. Die größte Breite der Drüse beträgt im hinteren Teil 0,6—0,9, im mittleren 0,3—0,5 mm, wovon auf die Hauptlumina 0,1—0,2 mm entfallen.

Die an den Enden zugespitzte Gl. mandibularis medialis ist 1,1 cm lang; die Hauptbreite von 0,7 mm liegt in der Mitte der Drüse. In dieser Gruppe nimmt man längliche, durch sie fast ganz hindurchziehende und einige kleine Drüsen wahr. Erstere, die wie die Drüschchen verästelt-tubulös sind, stehen teilweise mit den Lumina in Verbindung, so daß sie also eine große zusammengesetzt tubulöse

Drüse mit mehreren Ausführungsgängen darstellen. Fig. O weist 15 von 27 hintereinander folgenden, $10\ \mu$ dicken Schnitten auf, die zeigen sollen, daß z. B. ein und derselben Drüse zwei Mündungen eigen sind. Wie bei *Erithacus* liegt die Gl. mandibularis interna unter der mittleren versteckt, dicht neben den Zungenbeinhörnern. Sie besteht gewöhnlich aus einer zusammengesetzt-tubulösen Drüse von 4 mm Länge, 0,35 mm Maximalbreite und einigen kleinen Drüsen von entweder gleichem oder verästelt-tubulösem Bau.

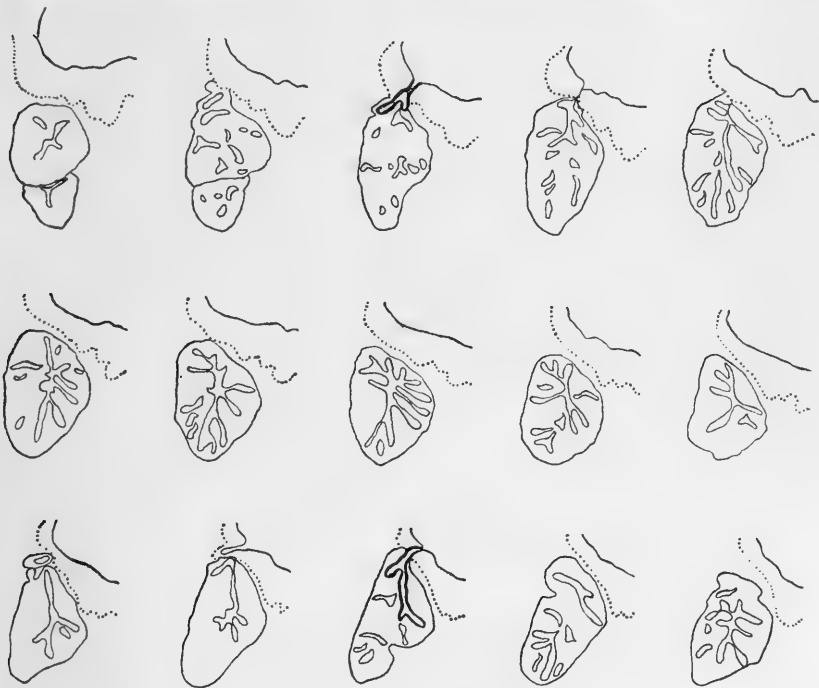


Fig. O. *Certhia familiaris* L.

Schnitte aus der Gl. mandibularis medialis. Drüsenmündungen stärker umrandet, Cutis punktiert. 53:1.

Die Gl. linguales inferiores zeigen im hinteren Zungenabschnitt meist je zwei bis drei verästelt-tubulöse, längliche Drüsen, in einem 0,6 mm langen, 0,1 mm breiten Streifen angeordnet.

Die Gl. linguales superiores lassen sich auf dem Zungenrund in einer 0,6 mm breiten, 0,2 mm tiefen Drüsenschicht nachweisen, die am Beginn der Kehlkopfspalte fast doppelt so dick wird. Wie beim Rotkehlchen bilden sie einen Teil der Gl. cricoarytaenoideae.

Der Hauptteil dieser Gruppe ist jedoch am caudalen Ende der Spalte und unter den Kehlkopfpapillen anzutreffen, dem sich die alveolären Ösophagusdrüsen anschließen. Die Gl. cricoarytaenoideae sind wie die Gl. linguales superiores verästelt —, letztere teilweise zusammengesetzt-tubulös.

Die Öffnungen der Gl. maxillares liegen 8,5 mm hinter der Schnabelspitze. Die 0,9 mm breiten Mündungsschläuche nehmen nur ganz allmählich an Durchmesser zu. Sie ziehen sich an der ganzen Choanenspalte entlang. Erst im distalen Teil erhält jede Drüse eine reichere Verzweigung; ihre Breite ist hier 0,5 mm. Das Hauptlumen, das durch die ganze Drüse hindurch gleiche Werte behält, liegt zentral. Im Gegensatz zu den benachbarten hinteren Gaumendrüsen färbt sich die vordere mit Thionin-Eosin mehr rot als blau.

Wie bei den Paridae finden sich als Gl. palatinae posteriores 2 parallele Streifen, eine äußere und eine innere Gruppe von 0,3 bzw. 0,7 mm Breite, letztere einschließlich einer Gl. maxillaris.

Die Gl. pterygoideae stehen gleichmäßig dicht an der Infundibularspalte in einer 0,25 mm dicken Drüsenschicht. Sie sind ebenso wie auch die vorhergehenden verästelt-tubulös.

Als Hauptmundwinkeldrüse tritt eine 4 mm lange, durchschnittlich 0,3 mm breite, verästelt-tubulöse Drüse mit weitem Zentrallumen auf; im hinteren Abschnitt ist sie teilweise zusammengesetzt-tubulös. Mit Ausnahme ihres Mündungsabschnittes, wo sich noch zahlreiche, verästelt-tubulöse Drüschchen finden, liegt sie dem Dentale fest auf.

Zur Untersuchung des Secrets der Speicheldrüsen von *Certhia* wandte ich folgende Färbungen an:

1. Eisenhämatoxylin:

Der in geringer Masse im Hauptlumen auftretende Schleim ist schwach grau gefärbt. Außerdem konnte ich eine Unmenge heller, rundlicher Tropfen wahrnehmen. An ihnen sind ein feines, graues Plasmagerüst und kleine, schwarze Granula zu erkennen.

2. Thionin-Eosin:

Der homogene Schleim ist blaurot gefärbt, die Kugeln erscheinen rot.

3. Mucikarmin:

Im Lumen befinden sich zweierlei Secretmassen, leuchtend rot gefärbter, fädiger Schleim, daneben zahlreiche hellrote Tropfen mit feiner Struktur. Die beiden Massen entsprechen in der Färbung schleimerfüllten und erschöpften Zellen; denn die hellen Tropfen werden von letzteren ausgestoßen.

4. Lichtgrün-Mucikarmin:

Die erwähnten hellroten Kugeln sind hier grün gefärbt. Ich fand sie von Zellen ausgestoßen, die erschöpft, als auch von solchen, die mit roten Schleimgranula vollständig angefüllt waren.

Um eine bloße Ausstoßung zelligen Materials scheint es sich nicht zu handeln, weil kaum Zellkerne unter den Gebilden zu sehen sind; außerdem hätten sie dann nicht die charakteristische Tropfenform. Da ich die Tropfen zunächst nur an mucinfreien, zusammengedrückten Zellen sah, glaubte ich, es handele sich um eine Nachwirkung der Secretion, da diese vielleicht bei den stets mit Nahrungssuche beschäftigten Baumläufern eine sehr rege ist. Da jedoch die Menge des auf diese Weise entleerten Zellinhalts den homogenen Schleim an Masse übertrifft, da ich die Tropfen später in allen Entwicklungszuständen mucinhaltiger Zellen angetroffen habe, so halte ich sie wie die Secretkugeln in den Ausführungsgängen der Gl. mandibularis bei *Turdus merula* für Mucigen, das, durch irgendeinen Reiz veranlaßt, vorzeitig aus den Zellen ausgestoßen wird.

Caprimulgus europaeus L.

Nach MECKEL (1829, p. 480) soll wahrscheinlich die „nicht sehr große Oberkieferdrüse“ vorhanden sein; ich habe alle Drüsengruppen vorgefunden. Wie BREHM (1911, Vögel, Bd. 3, p. 284) berichtet, füttern die Alten ihre Jungen mit einem Brei von Kerbtieren, der mit ihrem Speichel durchmischt ist. Die kleine Oberkieferdrüse allein könnte wohl kaum dafür die nötige Secretmenge liefern.

Die zu beiden Seiten der Mittellinie verlaufende Gl. mandibularis beginnt im Kieferwinkel spitz, erstreckt sich 1,2 cm in schwach von der Mediane caudalwärts divergierender Linie, wobei sie allmählich breiter wird. Sie setzt sich aus einer großen Anzahl sehr kleiner Drüsen zusammen, die in der vorderen Hälfte und an der Mittellinie entlang ziemlich dicht liegen. Am Schnabelrand und am hinteren Ende löst sich das Drüsenfeld mehr und mehr in vereinzelt stehende Drüsen auf.

Die Gl. linguales inferiores liegen abweichend von den meisten der bisher besprochenen Vögel auf der ganzen Zungenoberfläche mit Ausnahme der Spitze.

Die Gl. linguales superiores bedecken den Zungengrund bis zur Larynxspalte. Ihre Öffnungen sind verhältnismäßig groß. Zwischen ihnen finden sich noch kleinere Drüsen, die sich außerdem über den

ganzen oberen Kehlkopf und den Ösophagus hinziehen, wie Pflastersteine, eine dicht an der anderen.

Von ihnen heben sich die eigentlichen Gl. cricoarytaenoideae, die sich hauptsächlich am hinteren Rand des oberen Kehlkopfes befinden, durch ihre Größe ab.

Somit zieht sich bei *Caprimulgus* ein verhältnismäßig sehr ausgedehntes Drüsenfeld durch den ganzen Unterkiefer, wie ich es sonst nirgendwo angetroffen habe; an Schichtdicke allerdings wird es wohl bei manchen Vögeln übertroffen.

Die Gl. maxillares haben ähnlich wie bei *Ortalis ruficauda* mehrere Drüsen, die sich vom vorderen Ende der Choanenspalte 1 cm nach vorn hinziehen. Auch das übrige Gaumenfeld ist mit Drüsen bestanden. Da sie an bestimmten Stellen sehr dicht vorkommen, habe ich eine äußere, mittlere, innere Gruppe unterschieden. Die mittlere Gruppe ist auf die Papillenreihe beschränkt, die über dem gebuchteten Rande des Palatinum verläuft, so daß sie einen gebogenen Streifen darstellt. Innerhalb und außerhalb von ihm sieht man die mehr flächenhaft ausgebreiteten übrigen Gruppen. Die äußere beginnt oral 2 cm hinter der Schnabelspitze und erstreckt sich noch 0,2 cm hinter die Rachenpapillen, zwischen dem Außenrande des Palatinum und dem Dentale unregelmäßig verteilt. Um die Gaumenpapillen herum finden sie sich meist in größeren Ansammlungen; nach dem Ösophagus zu nehmen sie an Größe ab. Die mittlere Gruppe beginnt in gleicher Höhe. Das hintere Ende hat an den Rachenpapillen seinen Abschluß. Die Gesamtlänge beträgt 1,5 cm. Die meisten Drüsen liegen in der Mitte des Streifens, der hier 1,2 cm breit wird. Die innere Gruppe befindet sich hauptsächlich nur an den Gaumenpapillen; ihr vorderes Ende grenzt an die Choanenspalte. Ihre Drüsen durchsetzen eine Fläche, die von 2,5 auf 8 mm Breite caudalwärts anwächst.

Die Gl. pterygoideae stehen an der Infundibularspalte 2 mm hoch und je 4,5 mm breit; auf 1,2 qmm Fläche am Spalt fand ich durchschnittlich 25 Drüsen.

Die Gl. angularis oris enthält im Mundwinkel 2—4 nebeneinander liegende Drüsen von durchschnittlich 1,5 mm Länge. Außerdem zieht sich vom Mundwinkel eine 3 mm lange, 0,6 mm breite Drüsenfläche bis zum Jugale, die aus vielen, kleinen, zu 2—3 nebeneinander gelagerten Drüsen zusammengesetzt wird.

Cypselus apus L.

Der Mauersegler findet vielfach Erwähnung; jedoch sind die Angaben meist nur kurzer Art. MECKEL (1829, p. 479—80) hebt das Fehlen von Zungen- und Mundwinkeldrüsen hervor. Die zu einer großen Gruppe vereinigten Unterkieferdrüsen breiten sich in dem ganzen Raum zwischen Zungenbein und Unterkiefer aus. GIEBEL (1857, p. 335) betont die dichte, jedoch einzelne, streifenartige Anordnung der Gulardrüsen (= Unterkiefer). GIACOMINI (1890, p. 177) wiederholt etwa die Angabe MECKEL's, wenn er von der Vereinigung der Mundbodendrüsen zu einer medianen Gruppe spricht. Über die starke Entwicklung der „Unterzungendrüsen“, über ihre Funktion bei der Brutpflege macht MARSHALL (1895, p. 270) Angaben. Eine eingehende morphologisch-histologische Bearbeitung über *Cypselus apus* stammt von BATELLI (1890, p. 27—35). Deshalb beschränke ich mich auf wenige Bemerkungen.

Ich konnte das Vorhandensein dreier Hauptgruppen am Gaumen bestätigen, ferner die außerordentlich starke Ausbildung der Gl. linguales, das Fehlen der Gl. angularis oris. BATELLI legt den größten Wert auf die Gaumendrüsen; mir dagegen scheint, daß die Unterkieferdrüsen eine wichtigere Rolle spielen; denn sie haben eine mächtigere Ausbildung als jene, sind also keineswegs spärlich vertreten.

Entgegen MECKEL und GIACOMINI, die im Unterkiefer nur eine Gruppe Speicheldrüsen feststellten, unterscheide ich deren 2, eine äußere, eine innere, einmal, weil beide durch eine wenn auch schmale, drüsenfreie Zone getrennt sind, dann, weil die Gl. mandibularis externa beim ausgewachsenen Vogel geringere Schichtdicke als die Gl. mandibularis interna besitzt, außerdem die Einzeldrüsen nicht so deutlich erkennen läßt.

Die unter dem Dentale liegende Gl. mandibularis externa ist 1,2 cm lang und durchschnittlich 0,9 mm breit. Das vordere Ende läuft spitz aus, das hintere ist abgerundet. Sie setzt sich aus zahlreichen, meist gleichgroßen Drüsen zusammen, die dicht gedrängt hintereinanderliegen.

Die Gl. mandibulares internae erstrecken sich über den ganzen vorderen Unterkiefer. Im Kieferwinkel spitz beginnend zieht sich jede Hälfte bis zu den Zungenbeinhörnern, wo sie sich abrundet. In der Mediane liegen die beiden Teile 1 mm voneinander entfernt. Die Außenseiten sind dem Dentale parallel gerichtet. Die Gruppe besteht aus zahlreichen Drüsen. Die zur Mittelebene fast senk-

recht gerichteten Drüsen sind schlauchförmig, die übrigen, in Längsreihen stehenden, kuglig oder birnenförmig. Die Gruppe ist etwas länger als die äußere; im Maximum ist sie 0,7 cm breit; ihre größte Dicke beträgt 1,5—2 mm.

Die Gl. linguales superiores gehen ohne Unterbrechung in die Gl. cricoarytaenoideae über, die mit Ausnahme eines 0,35—0,4 mm breiten Streifens längs der Larynxspalte, der drüsenfrei bleibt, sich gleichmäßig bis zu den Rachenpapillen hinziehen. Übereinstimmend mit *Caprimulgus europaeus* schieben sich zwischen sie und die Gl. linguales sehr kleine Drüsen, die in ungezählter Menge die Ösophaguswände bedecken.

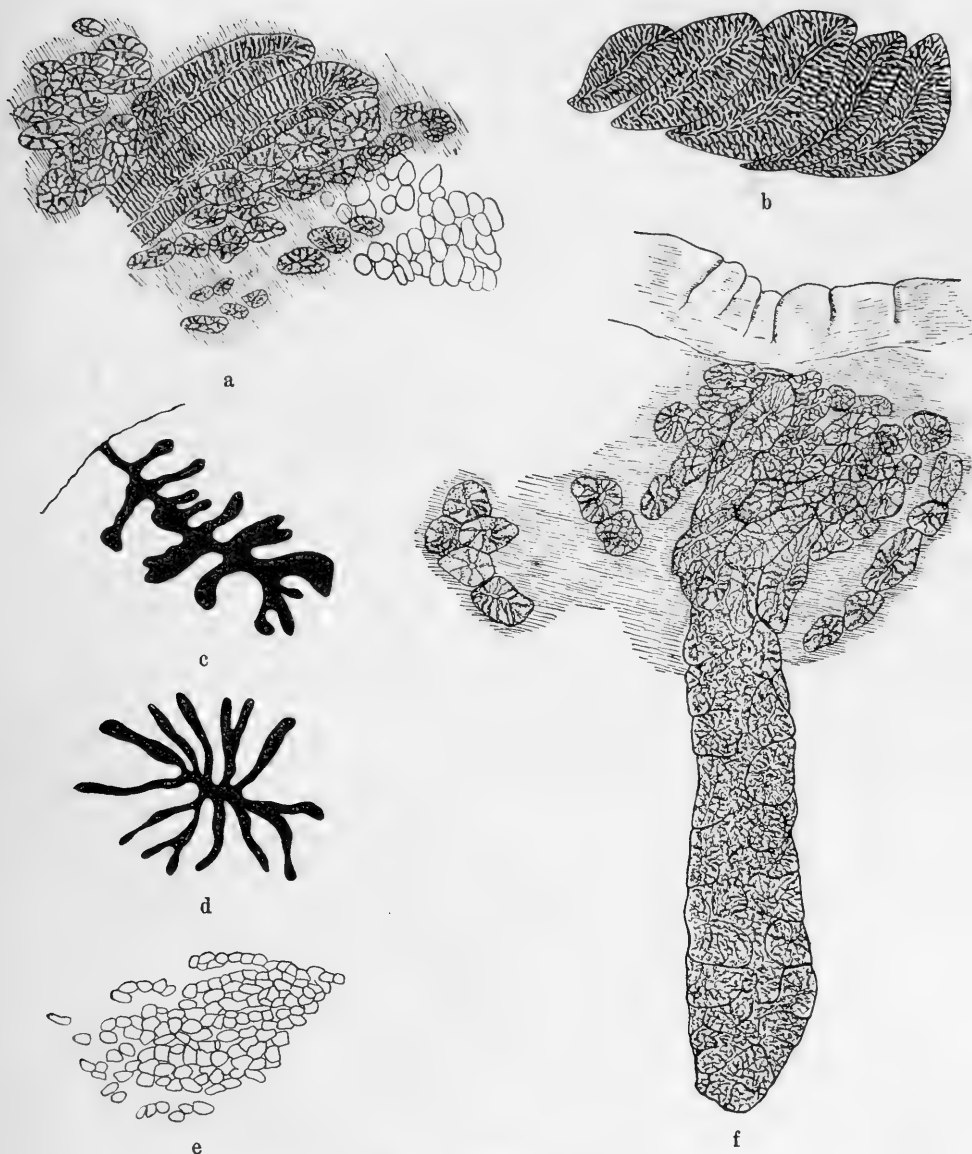
Eine selbständige Gl. angularis oris ist zwar nicht vorhanden, doch stoßen die letzten Drüsen der Gl. mandibularis externa und die Ausläufer der Gl. palatinae posteriores 0,4 cm vom Mundwinkelrand entfernt zusammen, die in die Falte hinein ihr Secret entleeren.

Durch Vergleichen von jungen Mauerseglern mit alten, zur Zeit des Nestbaues gefangenen fand ich bei letzteren eine bedeutende Anschwellung in den Unterkieferdrüsen. Während bei jungen Exemplaren der Mundboden durch dünne Gewebsschichten gebildet wird, die Drüsen bei der Präparation wegen ihrer Feinheit kaum sichtbar sind, zeigt der Mundboden von alten ein über 1 mm dickes Drüsenpolster. Biologisch erklärlich wird diese Erscheinung durch die Gewohnheit des Mauerseglers, den Speichel beim Nestbau zu verwenden; denn er überzieht, wie BREHM (1911, Vögel, Bd. 3, p. 306) angibt, Halme, Fäden, Blätter, sein Nestmaterial, mit seinem schnell an der Luft erhärtenden Mundsecret. Wahrscheinlich wird gerade der Speichel der Unterkieferdrüsen beim Nestbau verwandt, denn bei den übrigen Gruppen konnte ich keine merklichen Unterschiede feststellen.

Chelidon urbica L.

A. Topographie und Morphologie der Speicheldrüsen von *Chelidon urbica* (beim Nestbau getötet).

Um die 3 Gruppen Unterkieferdrüsen deutlich zu überschauen, präpariere man nach der von CHOŁODKOWSKY (1892, p. 252) für *Gallus* angegebenen Weise von der Unterseite, entferne außerdem den M. constrictor colli und die Mm. stylo- sowie cerato-hyoideus.

Fig. P. *Chelidon urbica* L.

a hinteres Ende der Gl. mandibularis externa (aufgehellet), 18 : 1. b vorderes Ende der Gl. mandibularis medialis (aufgehellet), 18 : 1. c Drüschchen aus der Gl. mandibularis, Kombination dreier aufeinanderfolgender Längsschnitte, Lumen schwarz, 120 : 1. d Drüschchen aus der Gl. mandibularis medialis, Querschnitt, Lumen schwarz, 120 : 1. e Anordnung der Gl. palato-pterygoideae, 7 : 1. f Gl. angularis oris (aufgehellet), 18 : 1.

Die Gl. mandibularis externa liegt unter dem M. mylo-hyoideus, genio-hyoideus und teilweise unter dem Dentale, die Gl. mandibularis teils neben, teils unter dem M. stylo- und cerato-hyoideus, am proximalen Thyrohyale. Der Aufbau der äußeren Unterkieferdrüsen bei den Insectenfressern aus 2 langgestreckten und zahlreichen kleinen Drüsen ist besonders auch bei *Chelidon* und *Hirundo* zu beobachten (Fig. Pa). Die Skizze stellt das hintere Ende der Gl. mandibularis externa dar; die langen zylindrischen Drüsen ziehen sich auch hier durch die ganze Gruppe hindurch. Sie sind sanft abgerundet; im Caudalabschnitt liegt ihre größte Breite, nämlich 0,55—0,6 mm, die an der Mündung zwischen 0,2 und 0,3 mm schwankt. Die Länge der Schlauchdrüsen ist auf beiden Seiten ziemlich gleichbleibend, nämlich 8—9 mm. Der längste Schlauch mündet in etwa 4,7 mm Entfernung von der Schnabelspitze neben der Mittellinie, der kürzere stark 0,5 mm caudaler. Die Gesamtlänge der Gruppe ist 9 mm. Im Kieferwinkel läuft sie spitz aus; im hinteren Abschnitt verbreitert sie sich bis zu 2,5 mm. Die übrigen Drüsen von kugliger Gestalt begleiten beiderseits die Schlauchdrüsen hauptsächlich an der Außenseite. Im vorderen Teile sind sie ihnen vielfach aufgelagert. Mehr oder weniger stehen alle in Längsreihen. Ihnen schließen sich die noch kleineren Ösophagusdrüsen an, die in Fig. Pa nur umrandet sind.

Die Gl. mandibularis medialis beginnt vorn 3 mm caudaler als die äußere Gruppe. Im vorderen Teile beträgt der Abstand 0,6, im hinteren 1,5 mm. Sie ist 8,5 mm lang; die Maximalbreite liegt oralwärts; sie beträgt 0,95—1 mm. Besonders der vordere und mittlere Teil zeichnet sich durch Regelmäßigkeit in der Anordnung der einzelnen Drüsen aus, eine Eigentümlichkeit, die ich von derselben Drüsengruppe schon mehrmals hervorhob. (Man vergleiche die Gl. mandibularis medialis von *Parus cristatus*, Fig. N, und den oralen Abschnitt derselben von *Chelidon urbica* in Fig. Pb.) Wenn auch die Drüsen von der Hausschwalbe gedrängter sind, so ist die Ähnlichkeit doch unverkennbar. Die 10 ersten Drüsen liegen meist spitz-, teilweise auch rechtwinklig zur Mittelebene. Im Mündungsgebiet oder in der proximalen Hälfte beschreibt jede eine solche Krümmung, daß dieser Abschnitt mit der Längsrichtung zusammenfällt. Die größte der Drüsen zeigte 1,25—1,3 mm Länge und im mittleren Teil 0,7 mm Breite. Ein Kennzeichen für diese Gruppe ist das zunehmende Wachstum der einzelnen Drüsen bis etwa zur 3. oder 5., von dort an nimmt es allmählich ab. Dann

folgen meist einige Drüsen von durchschnittlich kugliger Gestalt. Den Schluß bilden zahlreiche, regellos liegende, die an die letzten der Gl. mandibularis externa grenzen. Zuweilen trifft man noch vereinzelte Drüsen vor den oralen, birnenförmigen.

Die Gl. mandibularis interna ist in geringer Entfernung von der mittleren Gruppe, 2 mm caudaler als diese zu finden, der Zunge dicht angelagert. Sie ist 2 mm lang, im vorderen Teil 0,3, im hinteren 0,7 mm breit. Der Hauptbestandteil der Gruppe bildet eine sich kolbenförmig verbreiternde Drüse. Ihr sind noch einzelne Drüsen von mehr kugligem Bau teils neben-, teils übergeordnet.

Die Gl. linguales inferiores sind verhältnismäßig schwach entwickelt; sie befinden sich in der 2. Zungenhälfte zu Seiten des Entoglossums in dem Winkel, der von der Zungenoberseite und der seitlichen Zungenwand gebildet wird, teils einzeln, teils zu zweien übereinander in Form eines schmalen Drüsenbandes von 1,2 mm Länge und 0,3 mm Maximalbreite.

Die Gl. linguales superiores bedecken den Zungengrund in Form eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Basis und Höhe die gleiche Ausdehnung von 2,8 mm haben, erstere an der Larynxspalte gelegen. Die eine dichte Schicht bildenden Drüsen erscheinen mehr polyedrisch als kuglig.

Der Übergang in die Gl. cricoarytaenoideae geschieht wie bei *Erithacus*; auch der übrige Teil verhält sich ebenso.

Die Gl. maxillares münden an der Mittellinie 0,1 mm voneinander, 4 mm von der Schnabelspitze entfernt. Die strangförmigen Drüsen haben eine bedeutendere Länge als bei den vorhergehenden Vögeln erlangt; denn sie erstrecken sich mit geringen Längenunterschieden beiderseits bis zur Infundibularspalte. 4,5—5 mm lang behält jede Drüse das schlauchförmige Aussehen mit 0,15—0,2 mm Breite bei, wächst dann bis auf 0,9 mm Breite an.

Die Gl. palatinae posteriores stehen in engem Zusammenhang mit den Gl. pterygoideae, wodurch eine Drüsenfläche von 5—6 mm Länge \times 3,5—4 mm Breite jederseits der Choanenspalte zustande kommt. An ihr treten die Drüsen in der Hälfte, an den Gaumenseiten etwas oraler auf, so daß die vordere Begrenzungslinie eine sanft nach außen ansteigende Gerade bildet. Die pflastersteinähnlichen Drüsen stehen meist in Längsreihen (Fig. Pe); nach den Seiten zu und vielfach auch oralwärts lösen sie sich in einzelne Gruppen auf.

B. Ausdehnungen der Speicheldrüsen von *Chelidon urtica* (in mm gemessen).

Drüse	I. 10 Tage alt	II. 3 Wochen alt	III. Junge, ausgewachsene Hausschwalbe	IV. Alte Hausschwalbe zur Zeit des Nestbaues getötet	V. Zunahme der Ausdehnungen in % ausgedrückt, bezogen auf die 10 Tage alte Schwalbe
Gl. mandibul. externa	Gesamtlänge 7 Maximalbreite 1,2 Schlauchdrüse Breite i. vord. Teil 0,2 Breite i. hint. Teil 0,3	Gesamtlänge 8 Maximalbreite 1,6 Schlauchdrüse wie I.	Gesamtlänge 9 Maximalbreite wie II. Schlauchdrüse wie I.	Gesamtlänge 9 Maximalbreite 2,5 Schlauchdrüse Breite i. vord. Teil (Durchschnitt) 0,25 Breite i. hint. Teil 0,6	Gesamtlänge 28,6 Maximalbreite 108,3 Schlauchdrüse Breite i. vord. Teil 25 Breite i. hint. Teil 100
Gl. mandibul. medialis	Gesamtlänge 6 Maximalbreite 0,6 größte Einzeldrüse 1 Länge 0,5 Breite	Gesamtlänge 6 Maximalbreite 0,7 größte Einzeldrüse 1,1 Länge 0,5 Breite	Gesamtlänge wie II. Maximalbreite „ größte Einzeldrüse wie II.	Gesamtlänge 8,5 Maximalbreite 1 größte Einzeldrüse 1,3 Länge 0,7 Breite	Gesamtlänge 41,7 Maximalbreite 66,7 größte Einzeldrüse 30 Breite 40
Gl. mandibul. interna	Gesamtlänge 1,4 Maximalbreite 0,3	Gesamtlänge 1,6 Maximalbreite wie I.	Gesamtlänge wie II. Maximalbreite „	Gesamtlänge 2 Maximalbreite 0,7	Gesamtlänge 42,9 Maximalbreite 133,3
Gl. linguales interiores	Gesamtlänge 1 Maximalbreite 0,2	Gesamtlänge 1,1–1,2 Maximalbreite 0,25–0,3	Gesamtlänge wie II. Maximalbreite „	Gesamtlänge 1,2 Maximalbreite 0,3	Gesamtlänge 20 Maximalbreite 50
Gl. linguales superiores	Höhe des Dreiecks 1,6 Länge der Basis 2–2,2	Höhe des Dreiecks 2 Länge d. Basis 2,6–2,8	Höhe d. Dreiecks wie II. Länge d. Basis 2,8	Höhe des Dreiecks 2,8 Länge der Basis 2,8	Höhe des Dreiecks 75 Länge der Basis 40
Gl. palatopterygoid.	Breite i. vord. Teil 2,8 Breite i. hint. Teil 2,4	Breite i. vord. Teil 3 Breite i. hint. Teil 2,8	Breite i. vord. Teil 3 Breite i. hint. Teil 3–3,2	Breite i. vord. Teil 4	Breite i. vord. Teil 42,9
Gl. angularis oris	Schlauchdrüse Länge 5 Maximalbreite 0,2 Gesamtbreite an der Mündung 2	Schlauchdrüse Länge wie I. Maximalbreite 0,6	Schlauchdrüse wie I. Länge 0,6–0,7 Maximalbreite	Schlauchdrüse Länge 6 Maximalbreite 0,8 Gesamtbreite an der Mündung 4	Schlauchdrüse Länge 20 Maximalbreite 300 Gesamtbreite an d. Mündung 100

Die Gl. angularis oris bildet eine Fläche von kleinen, unregelmäßig am Mundwinkel liegenden ovalen Drüsen und einer 6 mm langen Schlauchdrüse (Fig. P f). Die Hauptmundwinkeldrüse enthält äußerst zahlreiche Drüsenläppchen, die aber so dicht aneinander stehen, daß erst im aufgehellten Bild die reiche Sonderung deutlich wird. Die Hauptbreite von 0,8 mm liegt im distalen Abschnitt der Drüse. Am Mundwinkel wird die Gruppe 4 mm breit.

Der Vergleich der Ausdehnungen der Speicheldrüsen bei 10 Tage, 3 Wochen alten, jungen und alten Hausschwalben zeigt eine bedeutende Zunahme. Die Gl. maxillares und cricoarytaenoideae bleiben in jedem Alter bis auf geringe Abweichungen in den Ausdehnungen gleich. In der Tabelle habe ich mich auf Länge und Breite beschränkt. Naturgemäß findet auch ein allmähliches Zunehmen an Dickenwachstum statt.

Um den Unterschied in den Speicheldrüsen bei alten Hausschwalben kennen zu lernen, der vermutlich zur Zeit des Nestbaues und außerhalb derselben besteht, habe ich auch Exemplare untersucht, die Ende August und Anfang September, also nach dem Nestbau, abgetötet wurden. Die Längen der Speicheldrüsen wiesen kaum Unterschiede auf, dagegen die Breiten und Dicken. Für die Gl. mandibulares externa und medialis fand ich eine Abnahme in der Breite um 20 bzw. 10 %. An den Gl. mandibulares internae waren keine Breitendifferenzen festzustellen. Die Drüsendicken der vorderen und mittleren Unterkieferdrüsen waren bei der zur Nestbauzeit getöteten Schwalbe doppelt so groß, z. B. bei der Gl. mandibularis externa durchschnittlich 0,47 mm gegen 0,28 mm, bei der Gl. mandibularis medialis entsprechend weniger.

C. Histologie der Speicheldrüsen von *Chelidon urbica*.

Die Ausführungsgänge der Schlauchdrüsen in der Gl. mandibularis externa berühren einander fast im ganzen Verlauf; hin und wieder schiebt sich im oralen Teil ein Drüschchen dazwischen. Schon bald hinter der Ausmündung entspringen von der Innenfläche Falten ins Lumen, die von der Hälfte des Ganges an Größe zunehmen; im distalen Teil haben sie das Hauptlumen mehr oder weniger eingeengt; hier kommt auch am besten die radiäre Anordnung der Tubuli zur Geltung. Die Querschnittsform wechselt häufig; bald ist sie ein Kreis, bald eine Ellipse. Jede der Schlauchdrüsen zeigt in den ersten zwei Dritteln einen verästelt-tubulösen Bau; am caudalen Ende ist sie wegen der gegabelten Tubuli zusammengesetzt-

tubulös. Ihre Drüsenläppchen sind nicht durch breite Bindegewebsstränge vom Hauptteil abgesetzt, sondern liegen mit ihm in gleicher umhüllender Kapsel. Daher kommt der „gemischte“ Bau in Fig. Pa, der ein aufgehelltes Präparat zugrunde liegt, nicht zum Ausdruck. Ein Zentralkanal ist deutlich im Verlauf ausgeprägt. Die Nebensammelgänge sind verhältnismäßig kurz und wenig verzweigt. Neben zahlreichen, einzeln in der Submucosa auftretenden Leucocyten finden sich große Anhäufungen innerhalb der Bindegewebskapsel der langen Drüsen, in deren peripherem Teil sie meistens anzutreffen sind.

Die einzelnen Drüsen der Gl. mandibularis medialis liegen gewunden in der Submucosa. Vom zentralen Sammelgang gehen radiäre Tubuli aus, die sich etwas kolbig am Ende erweitern (Fig. Pc u. Pd). Das Hauptlumen ist unregelmäßig weit. Über die Leucocyten ist dasselbe wie von der äußeren Gruppe zu sagen.

Bei der Gl. mandibularis interna ist die größere, längliche Drüse gleich der mittleren Gruppe teils verästelt-, teils zusammengesetzt-tubulös. Die kleineren Drüsen weisen nur wenige Verzweigungen auf.

Die Drüsen der Gl. linguales inferiores haben fast alle mehr oder weniger kuglige Form, von der sich ein schmaler Ausführgang absetzt.

Die Gl. linguales superiores und diejenigen Gl. cricoarytaenoideae, die sich über den mittleren oberen Kehlkopf ziehen, sind verästelt-tubulös und besitzen weite Ausführgänge; die nach den Seiten zu folgenden Drüsen sind kleiner und haben nahezu einfachen tubulösen Bau.

Die Zentrallumina der Gl. maxillares sind durch ihre Weite und Länge, die Lumina der Nebensammelgänge durch Enge und Kürze gekennzeichnet. Ihre Querschnitte sind teils elliptisch, teils kreisförmig. Die die Oberfläche vergrößernden Falten springen nicht alle radiär ins Lumen vor; ein Teil derselben legt sich mehr oder weniger der Schlauchwand an. Je nach der Masse des Bindegewebes zwischen den Basalmembranen wechselt ihre Breite.

Die Gl. palatinae posteriores sind gleich den pterygoideae verästelt-tubulös. Der Umriss der ersteren wechselt besonders häufig; denn neben kugligen, eiförmigen, zylindrischen Formen treten flaschenförmige auf, welche die Mehrzahl bei den Gl. pterygoideae bilden. Der Drüsenhals ist kurz, schon in der Tunica propria entsendet er Tubuli. Die Längsachse steht senkrecht zum Epithel.

Unter den kleinen Drüsen der Gl. angularis oris sind der verästelt-

und der zusammengesetzt-tubulöse Typus vertreten, letzterer ferner bei der Hauptmundwinkeldrüse.

Eine äußere Unterkieferdrüse, frisch in Glycerin zerzupft, zeigt in den Schleimzellen helle, scharf begrenzte, basale Kerne; die Granula erscheinen als winzige gleichmäßig verteilte Pünktchen. Dieselbe Drüse, in Kochsalzlösung zerzupft, mit einem Tropfen Gentianaviolett gefärbt, weist hellviolette Gesamtfärbung auf; Granula, Kernmembran, Kernkörperchen sind etwas dunkler.

Bei Lichtgrün-Mucikarminfärbung sieht man in den Schleimzellen die Bildung eines roten Bechers in die Zelle hinein, deren seitliche Wände dick erscheinen. Wie bei *Turdus* und *Certhia* sind sowohl im Ausführgang wie in den Zellen der Schlauchdrüsen grüne Kugeln zu bemerken. An manchen Zellen haften sie noch mit Hilfe eines dünnen Secretfadens, wobei der der Zelle am entferntesten liegende Abschnitt eine dunkle, sichelförmige Kappe trägt. Die Secretkugeln besitzen teils wabige, teils homogene Struktur, beide häufig von rotem Schleim umrandet. Die größten betrugen im Durchmesser 0,05 mm. Bei Gentianaviolett und Thionin bleiben sie ungefärbt. Demnach scheint die Hausschwalbe in den schlauchförmigen Drüsen zunächst Mucigen zu bilden, das blasenförmig entleert wird. Der fertige Schleim wird an dem ganzen Zellrand und auch blasenförmig abgeschieden. Er ist teils fädig, teils schaumig, wie mit unregelmäßigen Vacuolen durchsetzt; an ihm haften größere oder kleinere Granula.

Das Secret 10 Tage alter Schwalben unterscheidet sich wenig von dem alter Exemplare, denn bei Lichtgrün-Mucikarminfärbung ist der Schleim ebenfalls rot und fädig. Im Lumen treiben rote und grüne Blasen, die auch teilweise noch an Zellen hängen. Die grünen Tropfengebilde sind wabig und licht; homogene Kugeln habe ich nicht gefunden. Bei Anwendung von Gentianaviolett-Eosin sind die Mucigenkugeln rosa, teilweise blau umsäumt. Etwas abweichend verhält sich die Hauptdrüse der *Gl. angularis oris* bei 10 Tage alten Hausschwalben. Sie ist dichter und deutlicher granuliert als die alter Schwalben. Das fertige Secret erweist sich nicht als zusammenhängend fädig, sondern setzt sich aus einer Unmenge heller und dunkler Tropfen zusammen, denen kleine Granula anhaften. Anscheinend fehlt ihm auf dieser Stufe klebrige Beschaffenheit. Die Secretion erfolgt vorläufig blasenförmig.

Die Schlauchdrüsen der *Gl. mandibulares externae*, der *Gl.*

maxillares und angularis oris besitzen Zellen, die sich von den gewöhnlichen Schleimzellen durch Form und Färbung besonders bei Eisenhämatoxylin unterscheiden. Auf Fig. 7 habe ich versucht, den Unterschied darzustellen. In der Submucosa der Gl. mandibularis externa sind quer- und längsgetroffene helle Schleimzellen zu sehen, zwischen ihnen die Querschnitte der beiden Schlauchdrüsen, die sich durch dunklere Tönung ihrer Zellen von jenen abheben. Der Zellkern ist rund und von der Basis meist entfernt. Vielfach ist eine Hälfte des septenartigen Vorsprungs dunkel, die andere licht; sie stoßen an der dem Lumen zugewandten äußersten Stelle (x) zusammen, oder der größte Teil des Lumens wird bald von hellen, bald von dunklen Zellen eingenommen. Da, wo die beiden Zellarten zusammentreffen, ist zu erkennen, daß die dunklen bedeutend niedriger sind. In den Drüsen habe ich sie nur in der Nähe der Mündung angetroffen. Sie besitzen fast ausschließlich helle Zellen mit plattem, wandständigem Kerne. Was stellen nun die dunklen Zellen dar? Ausführende Zellen können sie nicht sein, weil bei manchen Schwalben z. B. in den Gl. maxillares nur diese Zellen allein vorkommen. In solchen Drüsen, die auch lichte Zellen besitzen, werden sie in den distalen Tubuli angetroffen. Die Mucinkarminfärbung beweist, daß es sich auch um Schleimzellen handelt; denn wie bei den gewöhnlichen finden sich rote Schleimbecher, die basalwärts wachsen, und vollständig rote Zellen.

Die Menge des abgeschiedenen Schleimes in den Gl. maxillares, den Schlauchdrüsen der Gl. mandibulares externae und angularis oris ist verhältnismäßig geringer als die der Drüsen; denn jene enthalten Zellen ohne die geringste Spur von Mucin, was wohl durch eine herabgesetztere Secretionstätigkeit begründet ist. Daß die Granula langsamer heranwachsen, also mehr Zeit für ihre Verflüssigung beanspruchen sollen, konnte ich nicht aus den Präparaten ersehen. Daß die Secretion in den Zellen auf einmal, das Abfließen des Schleimes in den Ausführungsgängen schneller vor sich gehe, erklärt nicht, warum die betreffenden Zellen mehr Granula als Schleim aufweisen. Auf alle Fälle müßten sich nach einer gewissen Zeit größere Massen an Schleim in ihnen vorfinden. Folgende Unterschiede ergeben sich bei verschiedenen Färbungen für die beiden Arten von Schleimzellen.

1. Eisenhämatoxylin:

Die dunklen Schleimzellen haben ein dichteres Wabenwerk als die gewöhnlichen. Es enthält kleine, schwarze Granula, am Lumen-

rand scharf begrenzte, sehr große, teils 0,00125 mm breite Granula, die, oft zu 3 oder 4 in gleicher Höhe liegend, die ganze Zellbreite ausfüllen. Wo die Zellen stärker granuliert sind, rücken die Zellkerne basalwärts. In denselben Zellen mit wandständigem kleinerem Kerne sind große Granula äußerst selten.

2. Thionin:

Die gewöhnlichen Schleimdrüsen sind dunkler, tief blauviolett. Jene besitzen mehr rötliche Färbung. Dieselben Unterschiede gelten für die Granula. Die Kerne sind in den beiden Schleimzellarten blau, in den gewöhnlichen tief blau.

3. Toluidin:

Schleim und das besonders deutliche Wabenwerk besitzen in beiden Fällen gleiche Färbung.

4. Karmin-Toluidin:

Das Wabenwerk der gewöhnlichen Schleimzellen ist blau, das der anderen rotblau; die Kerne sind jedesmal rotblau. Die Karminfärbung läßt den Verlauf der breiten, zahlreichen Blutgefäße zwischen den Tubuli und den Membranae propriae gut erkennen.

5. Gentianaviolett:

Die gewöhnlichen Schleimzellen verhalten sich diesem Farbstoff gegenüber ebenso wie bei Thionin. Die Secrete sind violett, die Granula dunkelviolett.

6. Thionin-Eosin:

Die blauvioletten, gewöhnlichen Schleimzellen heben sich deutlich von den rötlichen ab, die selbst bei secreterfülltem Zustand keine so intensive Schleimfärbung annehmen. Ihre entleerten Zellen sind wie das Epithel rot gefärbt mit Ausnahme des bläulichen Zellkernes.

7. Pikrinsäure-Säurefuchsin:

In den hellen, typischen, gefüllten Schleimzellen ist der Kern braun, in den dunklen bleibt er ungefärbt.

D. Histologische Unterschiede in den Speicheldrüsen von ausgehungerten und nicht ausgehungerten Hausschwalben.

Die Beobachtungen MICHALOVSKY'S (1909, p. 257—275) an Drüsenmagenzellen hungriger Vögel fand ich an Speicheldrüsenzellen von hungrigen Hausschwalben bestätigt, indem sie auch hier granuliert auftraten.

Die Unterschiede sind hauptsächlich in den Schlauchdrüsen der

Gl. mandibulares externae, der maxillares und angularis oris aufgetreten. Da sie verhältnismäßig weniger Schleim bilden, sind sie übersichtlicher, Veränderungen können an ihnen leichter wahrgenommen werden.

I. Gl. mandibularis externa.

a) Ausgehungerte, alte Hausschwalbe:

Die Schlauchdrüsen zeigen Überwiegen der Schleimzellen mit herabgesetzter Secretionstätigkeit. Einzelne Serien weisen im oralen Drittel, andere in der vorderen Hälfte nur solche Schleimzellen auf. Eine Schnittfolge hatte nur im distalen Abschnitt der Drüsen prallgefüllte Zellen mit fertigem Mucin.

b) Nicht ausgehungerte, alte Hausschwalben:

Schon in der Nähe der Mündung finden sich in granulierten Zellen Schleimmassen. Die ins Lumen vorspringenden Falten enthalten schon in diesem Abschnitt wenigstens eine Zelle, deren Granula sich verflüssigt haben. Die Anzahl der lichten Zellen nimmt ungefähr nach dem ersten Drittel zu, wo sie schon ganze Tubuli bilden. Nach der ersten Hälfte ist ihre Anzahl größer als die der granulierten Zellen.

c) Ausgehungerte, junge Hausschwalben:

Vollständig schleimerfüllte Zellen sind nur im Caudalabschnitt der Drüse anzutreffen und zwar auch nur im distalen Teil der Tubuli. Die an den Ausführgang angrenzenden oder in seiner Nähe liegenden Abschnitte der Endröhrchen sind schleimfrei; letzteres gilt auch für den ganzen mittleren Abschnitt. Im vorderen Teil ist selbst die Anzahl der nur granulierten Zellen bedeutend geringer als bei ausgehungerten, alten Hausschwalben. So fand ich z. B. unter den 132 Zellen eines Querschnitts nur 7 vollgranulierte Zellen, die meisten der anderen besaßen nur wenige, randständige Granula.

d) Nicht ausgehungerte, 10 Tage alte Hausschwalben:

Die meisten Zellen enthalten neben Granula fertigen Schleim. Im übrigen ist der Unterschied vom proximalen und distalen Abschnitt nicht deutlich.

II. Gl. maxillaris.

a) Nicht ausgehungerte, alte Hausschwalbe:

In sämtlichen Teilen der Drüse sind wenig schleimerfüllte Zellen anzutreffen. Die ganze Drüse ist granuliert.

b) Ausgehungerte, 3 Wochen alte Hausschwalbe:

Die Drüse enthält nur ganz geringe Spuren von Schleim.

c) Nicht ausgehungerte, 10 Tage alte Hausschwalbe:
Schleim befindet sich nur am distalen Drüsenende.

III. Gl. angularis oris.

a) Nicht ausgehungerte, alte Hausschwalbe:

Alle Endröhrchen sind mit Schleim angefüllt; geringere Mengen sind in den an das Hauptlumen zu angrenzenden Zellen anzutreffen.

b) Ausgehungerte, junge Hausschwalben:

Nur wenige Schleimzellen sind vorhanden; die übrigen erscheinen granuliert, davon die meisten so wenig, daß das Zählen der Granula keine Mühe machte.

c) Nicht ausgehungerte, 10 Tage alte Hausschwalbe:

Im Basalabschnitt liegen gleichmäßig viel Zellen mit Schleim, die übrigen weisen dichte Granulation auf.

Die nicht ausgehungerten Schwalben besitzen also in den schlauchförmigen Drüsen mehr Schleim als die ausgehungerten; bei letzteren nimmt auch schließlich die Anzahl der Granula ab, d. h. es finden keine Neubildungen im Hungerzustande statt.

E. Histologie der Schleimdrüsen bei pilokarpinisierten und vergifteten Hausschwalben.

1. Pilokarpinisierte Hausschwalben.

Bei der mit Pilokarpin (Pilocarpin. hydrochl. 0,1% in wässriger Lösung) injizierten Hausschwalbe trat schon nach einigen Minuten bei einer ganz geringen Menge Giftlösung eine so außerordentlich starke Secretion ein, daß der Schleim am Schnabel hervorquoll. Diese Speichelbildung hielt etwa $\frac{1}{4}$ Stunde an. Der Schleim von *Chelidon urbica* ist sehr klebrig, fadenziehend. Auf den Objektträger gebracht, trocknet er schnell zu einer weißen, krystallbildenden Masse ein. Mit Hilfe des Mikroskops sind in ihr eine Menge kleiner, stark lichtbrechender Körperchen von runder Form zu erkennen, die ich für Granula halte, außerdem Schleimzellen oder deren Reste.

Frische Zellen aus der pilokarpinisierten Gl. mandibularis externa zeigen übereinstimmend stark lichtbrechende Körnchen, Granula, gewöhnlich 10—15 in jeder Zelle deutlich sichtbar. Den Zellkern konnte ich in manchen Zellen gar nicht, in manchen nur schwer erkennen. Die Zellen waren von einem dunklen, stellenweise knotig verdikten Wabenwerk durchzogen. Fig. 6 stellt eine frische, pilokarpinisierte Schleimzelle aus der Gl. mandibularis externa dar, die bei starker Abblendung gezeichnet worden ist. Zellmembran und Granula erscheinen scharf abgegrenzt. Einige Zellen besaßen eine deutliche

Randzone von Granula genau wie in fixierten Präparaten, während der übrige Zellteil granulafrei blieb.

Die Drüsentätigkeit durch Einspritzung von Pilokarpin zu erhöhen, ist ein altes Verfahren, das von vielen angewandt wurde, um die Histologie der auf diese Weise gereizten mukösen und serösen Zellen kennen zu lernen. Die meisten Untersucher (HEBOLD, 1879, p. 16, 20; SEIDENMANN, 1893, nach OPPEL, 1900, p. 664; MÜLLER, 1898, p. 641—2; MAXIMOW, 1901, p. 78—79) machen übereinstimmende Angaben entweder über starke Granulation, Ausstoßung von Mucin und Granula oder über Zellverkleinerung, Kernveränderungen, über andere Färbbarkeit, während SCHMIDT (1882, p. 23—25) an pilokarpinisierten Drüsenzellen Wandlungen nur andeutungsweise beobachtete, ja sie sollen sogar auch fehlen. Ausführliche Studien sind die von ALTMANN (1894, nach OPPEL, 1900, p. 664—666, tab. 6 fig. 47—52) an der Katzenparotis gemachten und die aus neuerer Zeit von GRESCHIK stammenden (1913, p. 353—354) über die Gl. mandibularis (Spechtdrüse) bei *Jynx torquilla*. Im allgemeinen stimmen meine Beobachtungen mit den schon gemachten überein. Für das Verhalten typischer Schleimzellen ziehe ich die Gl. mandibularis medialis, für das der anderen die Schlauchdrüsen der Gl. angularis oris in Betracht.

I. Gl. mandibularis medialis.

(Zweimalige Einspritzung mit 0,1% Pilokarpin, nach 1¼ Stunden abgetötet, mit Alkohol-Formol fixiert.)

Ein sehr großer Teil der Zellen ist mit Schleim prall angefüllt. Sie haben wie die normalen einen platten, basalständigen Kern, durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbt. Die lichte Zelle hat zartes Wabenwerk und eine vorgewölbte Kuppe. Zahlreiche andere Zellen sind ebenfalls noch mit Secret gefüllt, jedoch nicht mehr so prall, sie haben an Helligkeit verloren. Es zeigten sich Zellen wie die von GRESCHIK beschriebenen (1½ Stunde nach der Einspritzung), wo das Protoplasma stärker hervortritt und der Kern eine breitere Form annimmt. Kernmembran und Chromatingerüst sind deutlich. Außerdem sind schon sämtliche Zustände bis zur Entleerung zu sehen, allerdings in geringerem Umfang. Der Größenabnahme der Zelle ist die Zunahme der Deutlichkeit des Plasmas proportional. Schließlich besitzt der Kern Kugelgestalt und liegt teilweise bis zur halben Zellhöhe. Die in der Nähe des Lumens befindlichen Zellen sind zum Teil zerrissen und enthalten weder Schleim noch Granula. Im Ausführgang treiben Zellkerne mit anhaftenden Proto-

plasmafetzen. Trotz längerem Verweilen in Gentianaviolett sind die Schnitte verhältnismäßig wenig intensiv gefärbt, die meisten Waben nur schwach blau, viele bleiben farblos. Die Zelle enthält verschiedentlich größere oder kleinere Granula; die großen sind teilweise deformiert. Mit Granula vollgepfropfte Zellen fehlen. Die Zellkerne, die sonst bei Gentianaviolett grünlich-blau erscheinen, nehmen keinen Farbton an. Bei Thionin-Eosinfärbung weisen die Schnitte wegen des stärkeren Hervortretens des Protoplasmas mehr rote als blaue Tönung auf.

II. *Gl. angularis oris.*

Die Schleimzellen der Schlauchdrüse setzen der Zerstörung durch allzu heftige Secretion größeren Widerstand entgegen; denn bei ihnen habe ich keine zerrissenen Zellen angetroffen. Auch die Granula bleiben kuglig; sie verflüssigen sich nicht so schnell wie die typischer Schleimzellen. Die Zellkerne liegen sowohl an der Basis wie am Lumen. Bei Anwendung von Lichtgrün-Mucikarmin weisen die bei schwacher Vergrößerung vorwiegend grünen Schleimzellen kleine, rote Granula auf. Im Lumen sind neben rotem, fädigem Schleim grüne Mucigenkugeln enthalten.

Pilokarpinisierte Speicheldrüsenzellen von *Chelidon urbica* liefern nach längerer Giftwirkung wenig Schleim; die Anzahl der großen Granula nimmt ab; die Granulation selbst stockt nicht. Eine Größenabnahme der Zellen konnte ich für die Schlauchdrüsen nicht feststellen.

2. Mit Strychnin vergiftete Hausschwalben.

Eine ganz geringe Dosis einer 1%igen Lösung genügte zum Abtöten. Die Schleimzellen behielten normales Aussehen; auch durch Färbungen konnte ich keine Unterschiede erkennen.

Hirundo rustica L.

Die Topographie und Morphologie der Speicheldrüsen ist abgesehen von kleineren Abweichungen stets die gleiche wie bei *Chelidon urbica*.

Die *Gl. mandibularis externa* ist 1,4 cm lang; die Maximalbreite beträgt bis zu 2 mm (bei 5 Tage alten Rauchschwalben 1,2, bei flüggen 1,5 mm). Die Schlauchdrüsen münden direkt im Kieferwinkel. Sie wachsen von 0,28 bis auf 0,55 mm Breite an. Wie bei *Chelidon* treten etwa bis zur halben Drüsenlänge dieselben mit Eisenhämatoxylin sich dunkler als die gewöhnlichen färbenden Schleimzellen

Insectenfresser.

Vogel	Gl. mandibularis			Gl. linguales		Gl. crico- arytaenoideae	Gl. palatinae		Gl. pterygoideae	Gl. angularis oris
	externa	medialis	interna	inferiores	superiores		maxillares	posteriores		
<i>Turdus merula</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Sturnus vulga- ris</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Oriolus galbula</i> L.	◆◆◆		lat. int-med. med. ◆◆ ◆◆ ◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	ext. int. ◆◆◆ ◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Corvus frugi- legus</i> L.	◆◆◆		◆◆◆◆	◆◆	◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Erithacus rube- cula</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Regulus ignica- pillus</i> TEM.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Parus cristatus</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆		◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆ ◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Parus palustris</i>	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆ ◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Aegithalus cau- datus</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆ ◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Certhia familia- ris</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆ ◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Caprimulgus europaeus</i> L.	◆◆ ◆◆◆◆◆◆ ◆◆			◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	ext. med. int. ◆◆ ◆◆ ◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Cypselus apus</i> L.	◆◆◆		◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆ ◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Chelidon urbica</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Hirundo rustica</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆

auf. Infolgedessen enthalten die Ausführungsgänge selbst bei nicht ausgehungerten Rauchschnalben wenig Schleim.

Die Gl. mandibularis medialis ist 0,8 cm lang, im Maximum 1,4 mm breit (bei 5 Tage alten Rauchschnalben nur 0,7 mm). Am hinteren Ende bildet sie einen durchschnittlich 0,25 mm breiten Zipfel. Die größten Einzeldrüsen liegen vorn zu zweien neben- und übereinander.

Die Gl. mandibularis interna besitzt besonders zahlreiche Drüsen; bei einer zählte ich deren 54. Die Gesamtlänge beträgt 3, die Hauptbreite 0,4—0,6 mm.

Der Drüsenstreifen der Gl. linguales inferiores ist mit 1,6—1,8 mm Länge bedeutend größer als der der Hausschnalbe.

Daß die Gl. cricoarytaenoideae besonders an den Kehlkopfpapillen zahlreich vertreten sind, bewiesen Querschnitte durch diese Gegend; denn auf einer Seite der Infundibularspalte fand ich 85 Drüsen vor.

Die Gl. maxillares, die 4,5 mm hinter der Schnabelspitze dicht an der Mittellinie münden, nehmen von etwa 0,14—0,47 mm Breite zu. — Die gestreckte Gl. angularis oris ist 6—7 mm lang, im Mundwinkel 0,2, am caudalen Ende 1,2 mm breit.

Hirundo besitzt in allen Mundhöhlendrüsen den gleichen histologischen Bau wie *Chelidon urbica*. Ihre Schleimzellen bilden Mucin mit saurer Vorstufe.

Spechte.

Obwohl die Spechte den Insectenfressern angehören, habe ich sie nicht in deren Tabelle angeführt, weil mir ihre Speicheldrüsen abweichend genug erschienen, um sie besonders anzugeben.

Von den Speicheldrüsen der Vögel haben diejenigen der Spechte das meiste Interesse erweckt. Nur zu erklärlich ist es, daß dabei von jeher die mächtigen „Spechtdrüsen“, auch Gl. submaxillares oder sublinguales genannt, die Hauptrolle bei Untersuchungen spielten; erregten sie doch wegen ihrer Größe am meisten die Aufmerksamkeit, gelten sie doch als Hauptproduzenten jenes klebrigen Speichels, welcher der Spechtzunge die Eigenschaft einer „Leimrute“ verleiht. Den Literaturangaben GRESCHIK's (1913, p. 345), der nur die „Spechtdrüsen“ berücksichtigt, habe ich noch einige hinzuzufügen, die teils die Gl. picorum, teils auch einige wenig beachtete übrige Drüsengruppen ins Auge fassen.

CUVIER (1805, p. 222) berichtet über die bis zum Hinterhaupt

reichende, aus dicken, weißen Körnern bestehende, eine schlüpfrige Feuchtigkeit gleicher Farbe absondernde Unterkieferdrüse, die mit je einem Kanal unter der Zungenspitze mündet. Ihr ist eine rote Drüse, die sich bis zum Kieferwinkel erstreckt, vorgelagert. Ähnlich drückt sich TIEDEMANN (1810, p. 394) darüber aus. Außer den vorderen Öffnungen liegen deren je 6—7 an der Zungenwurzel.

Weiter geht MECKEL (1829, p. 465—466), der einzelne, längliche, blinde Säcke am Mundhöhlenboden als mögliche vordere Unterkieferdrüse in den Kreis der Beobachtungen zieht; außerdem erwähnt er kleine Mundwinkel- und Oberkieferdrüsen. Nach STANNIUS (1846, p. 297, Anm. 4) gehört die Spechtdrüse dem konglomerierten Typus mit einem Ausführgang an. MILNE EDWARDS (1860, p. 228) glaubt, daß sich die beiden Sammelgänge der Gl. sublinguales zu einem einzigen vereinigen, eine Auffassung, die sonst nicht vertreten wird. Rötliche, vorgelagerte Crypten(-folliculi) hält er für akzessorische Gl. sublinguales. Außer den großen Gl. sublinguales, deren einzelne Ausführgänge sich zu je einem kurz vor der Mündung vereinigen, gibt OWEN (1868, p. 147) noch Folliculi linguales und Gl. submaxillares an, ohne sie jedoch zu beschreiben. Gelegentlich der Untersuchung der Spechtzunge ist Prinz LUDWIG FERDINAND von Bayern (1884b, nach OPPEL, 1900, p. 185) auf Drüsenanhäufungen an den oberen lateralen Rändern der Zungenscheide gestoßen, durch welche diese verdickt werden. TASCHENBERG (1905, p. 47) bemerkt, daß die Zungendrüsen den Spechten fehlen. LEIBER (1907, p. 21) hebt in der „Anatomie der Spechtzunge“ das Vorhandensein mindestens eines Paares Unterkieferdrüsen hervor, die, viel kleiner als die Spechtdrüsen, von diesen bedeckt werden. Von Zungendrüsen ist nichts bei ihm zu lesen.

Dendrocopus major L.

Der Unterkiefer enthält beim großen Buntspecht (gleichfalls beim Schwarz- und Grünspecht) 3 Paar an Größe außerordentlich verschiedene Drüsen, die jedoch nicht so leicht zu isolieren sind, weil sich ihre Mündungs- bzw. vorderen Abschnitte in dem spitzen Kieferwinkel zusammendrängen.

Die an beiden Enden zugespitzte Gl. picorum ist 2,4 cm lang, läuft etwa 1 cm neben der Mittellinie her, biegt etwas nach außen um, um neben dem Thyrohyale Platz zu nehmen. Ihre Maximalbreite von 3,5 mm liegt in der Mitte (Fig. 8 *pc*). [Über ihre Zusammensetzung aus zwei Abschnitten siehe GIEBEL (1866, p. 477).]

A. Morphologisch-histologische Unterschiede zwischen dem vorderen und hinteren Abschnitt der Gl. picorum.

Der vordere Drüsenabschnitt besteht aus mehreren, zusammengesetzt-tubulösen, einigen im oralen Teil derselben liegenden verästelt-tubulösen Drüsen mit langem, breitem Ausführgang und kurzen Tubuli und wenigen, einfach-tubulösen Drüsen. Alle Drüsenöffnungen befinden sich im Kieferwinkel an der Mittellinie. Eine der zusammengesetzt-tubulösen Drüsen zieht sich durch den ganzen Abschnitt hindurch, dessen Länge 10—11 mm beträgt. Der zentrale Hauptsammelgang hat auf dem Querschnitt unregelmäßige Gestalt; gleiches ist von den ins Lumen vorspringenden Septen zu sagen. Ersterer ist mannigfach und stark gewunden. Von ihm entspringen ebenfalls stark gebogene Nebensammelgänge, die so sehr im Verlauf vom Hauptgang sich abzweigen, in ihrer Breite kaum von der seinen abweichen, daß auf Querschnitten nicht ohne weiteres Haupt- oder Nebensammelgänge unterschieden werden können. Beide haben ein Epithel in den Ausführgängen, das an das der Finkenspeicheldrüsen in Form und Färbung erinnert. Die Endtubuli sind verhältnismäßig kurz. Die Drüsenlappen des vorderen Abschnitts liegen durch sehr breite Bindegewebsstreifen, die bis zur Drüsenmitte vorstoßen, voneinander getrennt; selbst die einzelnen Tubuli haben eine starke Umhüllung erfahren.

Der hintere Abschnitt enthält eine 1,8 cm lange, zusammengesetzt-tubulöse Drüse, deren Hauptsammelgang sich bis zum caudalen Ende erstreckt. An der Mündung ist er ungefähr 0,1 cm breit, fast platt gedrückt. Nur eine kurze Strecke weit bleibt er glatt. Die Vorsprünge ins Lumen gewinnen mit zunehmender Breite ebenfalls an Ausdehnung; bald stehen sie radiär zum Gang, bald nehmen sie Schleifenform an. Der Hauptaushöhrgang ist im Querschnitt meist elliptisch; die Länge der größten Ellipsenachse schwankt zwischen 0,3—0,5 mm, die der Nebenachse zwischen 0,16—0,21 mm. Da, wo der hintere Drüsenabschnitt seine Maximalbreite von 2,5 mm erreicht, ist das Hauptlumen verhältnismäßig schmaler als im Mündungsgebiet. Vom Hauptgang gehen zahlreiche, meist sehr kurze Nebensammelgänge aus, die wie er gewöhnlich mit besonderem Drüsenepithel ausgekleidet sind, in den Nebensammelgängen geht es jedoch bald in gewöhnliches Schleimepithel über. Wie im vorderen Abschnitt unterscheiden sich die Lumina 1. und 2. Ordnung kaum durch Breite. Die Endröhrchen haben fast stets beträchtliche Länge,

solche aus dem mittleren Teil können bis 0,4 mm erreichen. Sie erweitern sich sowohl im proximalen wie in ihrem distalen Abschnitt; ihr kreisförmiger Querschnitt beträgt durchschnittlich 0,04 mm; wovon 0,01 mm auf das Lumen entfällt. Auch der hintere Drüsenabschnitt ist von einer gemeinsamen bindegewebigen Kapsel umgeben. In beiden spielen die elastischen Fasern eine Hauptrolle. Sie verlaufen in wechselnder Dicke zwischen 0,4—0,6 μ sehr dicht nebeneinander, gehen von der Umscheidung der Drüsenlappen selbst zwischen den engen Tubuli des hinteren Abschnitts hindurch. Die intertubulären elastischen Fasern sind dünner als die der Außenkapsel. Alle bilden gewöhnlich ein Gewirre sich kreuzender Fäden, bald enge, bald weite Maschen zwischen sich lassend. Neben reichlichem fibrillärem Bindegewebe enthält die Drüsenumhüllung auch glatte Muskelfasern, die jedoch intertubulär weniger häufig sind. Außer den schon angegebenen morphologisch-histologischen Unterschieden zwischen den Abschnitten der Gl. picorum mache ich auf einige weitere aufmerksam. Im Vorderen sind die Tubuli weniger zahlreich; sie liegen weiter auseinander, weil sich breitere Bindegewebsstreifen und teilweise auch Gewebslücken zwischen sie schieben; deshalb erscheint der vordere Teil im Gegensatz zum hinteren weicher. Ferner sind die diffusen Leucocyten in der vorderen Drüse reicher als in der hinteren vertreten; dasselbe gilt auch von den Lymphzellenanhäufungen als auch den Lymphknoten. Letztere treten besonders stark im vorderen Abschnitt auf. Die Zellen der vorderen Drüse sind im allgemeinen etwas niedriger und schmaler. Um wenigstens nehmen ihre Kerne an Breite zu, deren Lage und Form ziemlich die gleiche wie in der hinteren Drüse ist.

B. Färberische Unterschiede zwischen den vorderen und hinteren Abschnitt der Gl. picorum.

Ziemlich auffallend sind die färberischen Unterschiede, hervorgerufen durch ungleiche Verteilung zweier Drüsenzellelemente, die bei Thionin-Eosinfärbung sich blau bzw. rotblau färben. Im vorderen Abschnitt überwiegt die rötliche Drüsenzelle, im hinteren die blaue. Im Mündungsgebiet beider Drüsen paßt sich die hintere insofern an die vordere an, als hier umgekehrt mehr rote als blaue Zellen auftreten. In der vorderen Drüse kommen die blauen Zellen in ganz verschwindend kleiner Anzahl im Caudalteil vor, etwas häufiger im mittleren und vorderen. Fig. 39 möge die färberischen Unterschiede andeuten, die zwischen den Tubuli beider Abschnitte be-

stehen; der rötliche (a) gehört der vorderen, der blaue (b) der hinteren Drüse an. Der sie trennende Bindegewebsstreifen ist nicht zur Abbildung gekommen. Mit Mucikarmin gefärbt erscheint der ganze vordere Abschnitt heller als der hintere. Die Drüsenzellen, die eine leichte Tönung nach rotbraun angenommen haben, sehen wie vacuolisiert aus, wobei die Vacuolen oft große Ausmaße annehmen. Granula sind im Gegensatz zu den roten Zellen des hinteren Abschnitts nicht wie bei diesem das Hervorstechendste. Mit Lichtgrün-Mucikarmin gefärbt wird der Unterschied noch auffälliger. In secreterfüllten Zellen sind Zellmembran und Kern dunkel braunrot beim vorderen Abschnitt, beim hinteren ist die Zellmembran leuchtend grün, der Kern kaum oder als dunkelgrüner Komplex zu sehen. Bei Eisenhämatoxylinfärbung sind die Zellen der vorderen Drüse dunkler, die kleinen, im Netzwerk liegenden Granula mehr grau als schwarz gefärbt und daher weniger deutlich als die scharf begrenzten des hinteren Abschnitts; dasselbe trifft für die großen Granula zu.

C. Binnenstruktur der Granula aus der Gl. picorum.

Die Granula der Spechtdrüse unterscheiden sich von den übrigen schon beschriebenen durch eine eigenartige Binnenstruktur. Zur Beschreibung der histologischen Verhältnisse der Granula wähle ich die Tubuli im caudalen hinteren Abschnitt, weil ich den Aufbau an ihnen besser beobachten konnte. In Form und Wachstum besteht eine große Übereinstimmung mit den mit Halbmonden versehenen Granula aus der Beckendrüse der Tritonen, beschrieben von M. HEIDENHAIN (1907, p. 372—80). Ich konnte für die Spechtdrüsengranula ungefähr dieselben Zustände für Wachstum und Zerfall aufstellen. Um eine möglichst gegensätzliche Färbung zu haben, wählte ich wiederum die mit Lichtgrün-Mucikarmin. Die zuerst auftretenden feinsten Granula, die „Primärgranula“ HEIDENHAIN's, kommen in meinen Präparaten nicht mit jener Deutlichkeit zum Vorschein. Es handelt sich um sehr kleine, im Netzwerk liegende Granula (Fig. 40a), die nur auf besonders günstigen Schnitten sichtbar werden. Sie nehmen bedeutend an Größe zu und erhalten nach gewissem Wachstum eine rote Kappe, die sie bogenförmig umgreift. Die grünen Granula werden zu „Trägern“ der Kapuze (Fig. 40b). Beide zusammen sind das HEIDENHAIN'sche Halbmondkörperchen. Träger und Kapuze, durch den Farbunterschied kenntlich gemacht, kommt eine verschiedene chemische Zusammensetzung zu; denn ersterer nimmt immer den sauren Farbstoff an; die Kapuze besitzt Schleim-

färbung. Sie umwächst das ehemalige Primärgranulum mehr und mehr und erlangt dabei eine ziemliche Ausdehnung (Fig. 40c). Fig. 40d₁ zeigt ein mächtig herangewachsenes Halbmondkörperchen, dessen aufgequollene, an der Peripherie schon etwas eingebuchtete Kapuze den grünen Träger mantelartig umschließt, jedoch nicht so vollständig, daß dadurch der Träger ins Innere der Kapuze rückt. Fig. 40d₂ soll die allmählich eintretenden Deformationen der Kapuze andeuten. Wie in den HEIDENHAIN'schen Bildern geht der Träger zugrunde; er verliert dabei zuerst seine Färbbarkeit, die sich in den Spechtdrüsengranula noch am längsten in dem der Kapuze anliegenden Teil erhält (Fig. 40e₁). Dann läßt die Drüsenzelle Halbmondkörperchen erkennen, wo der Träger farblos geworden, sein Raum nur noch an der dünnen, roten Umhüllung wahrzunehmen ist (Fig. 40e₂). Schließlich bleibt nur noch die sichelförmige, rote Kappe übrig (Fig. 40f₁), die nach Verlauf weiterer Formveränderungen zur Bildung der HEIDENHAIN'schen „Sekundärgranula“ führt (Fig. 40f₂). Die allermeisten Schleimzellen der Spechtdrüse besitzen die unregelmäßig geformten Sekundärgranula, die sich, inmitten der Waben liegend, von deren hellerer Beschaffenheit gut abheben.

Fig. 41 bildet einige Schleimzellen aus dem hinteren Abschnitt der Gl. picorum ab. Die grünen sind leere Zellen, in welchen die Wabenquerschnitte deutlicher als bei den roten, gefüllten hervortreten. Letztere sollen einen Entwicklungszustand der Schleimgranula wiedergeben. Im übrigen kann die Abbildung nur eine schwache Vorstellung von der Feinheit und geradezu wunderbaren Farbenabstufung der Waben und der Granula vermitteln.

In der Färbung mit Eisenhämatoxylin sind die Halbmondkörperchen sonderbarerweise bei weitem nicht so deutlich, weil der Träger ungefärbt bleibt und die Kapuze den dunklen Farbstoff wenig intensiv aufnimmt.

Bei der Besprechung der Halbmondkörperchen aus den Schleimzellen der Spechtdrüse möchte ich nicht verfehlen, einige Parallelen zu ziehen zwischen diesen Zellen und den serösen aus der Gl. retrolingualis des Hundes bezüglich ihrer Ausbildung von Secretmaterial. Ich verweise dabei auf MAXIMOW (1901, p. 55—59 und seine figg. 17, 19, 20 auf tab. 1, Färbung: Lichtgrün-Safranin), der einen Teil des serösen Secrets aus Nucleoli ableitet. In beiden Fällen handelt es sich um kuglige Gebilde, dort zahlreiche Granula, hier in Einzahl vorkommende, basale „Nebenkerne“. Er deutet sie als Secret, aus Nucleolen nach tiefeingreifenden Veränderungen hervorgegangen.

Ein genetischer Zusammenhang mit den Kernkörperchen besteht für die Granula der Spechtdrüse nicht. Eine weitere Ähnlichkeit ist in der Form zwischen den MAXIMOW'schen „Nebenkernen“ und den Halbmondgranula während ihrer Umbildung gegeben; beide besitzen schalenförmige Einbuchtungen, die von einer hellen, homogenen Partie erfüllt sind, beide umschließen das primäre Gebilde; beide gleichen sich schließlich auch darin, daß sie am Ausgang ihrer Entwicklung die Farbe des herrschenden Secrets annehmen, beim Hund grün (serös), beim Specht rot (mucös).

D. Die Schleimbildung in der Gl. picorum.

Die Spechtgranula verflüssigen sich zu einem fädigen Secret, das in sämtlichen Lumina anzutreffen ist. Seltner sind helle Schleimblasen zu beobachten (Fig. 42a). Im Schleim liegen auffallend große Secretkugeln von meist homogenem Aussehen, die bei Lichtgrün-Mucikarminfärbung leuchtend grün scheinen (Fig. 42b), teilweise kommen sie auch unter dem mitgerissenen Zellmaterial vor. Sie entstehen in den Schleimzellen und zwar aus denselben grünen Gebilden, aus denen sich die Halbmondgranula herleiten. Die Betrachtung der grünen Kugeln leidet deshalb an Schwierigkeit, weil die Zellen meist mit roten Sekundärgranula vollgepfropft sind. Zum Studium eignen sich diejenigen grünen Kugeln am besten, die in den Ausführgang herausgestoßen wurden. Als Analogon zu *Turdus*, *Certhia*, *Chelidon* handelt es sich auch hier um mucigene Granula, die die Eigentümlichkeit haben, zu dicken Tropfen zusammenzufließen, welche sich mit dem mucösen Secret nicht vermischen. Schon in den Sekundärgängen finden sich grüne, kuglige Secretmengen. Im Hauptsammelgang können die Kugeln Kerngröße erreichen. Durch ganz geringe Spuren Lichtgrün im Entwässerungsalkohol nehmen sie intensive grüne Färbung an; bei Eisenhämatoxylin sind sie schwärzlich. Von dem Secret der Spechtdrüse ist also zu sagen, daß es in Form einer Vorstufe auftritt, teils in dieser die Fähigkeit besitzt, zu großen Tropfen zusammenzufließen, teils zwar zur Hauptsache sich durch chemische, komplizierte Umwandlungen in zähflüssigen, fadenziehenden Schleim umbildet.

Wie Fig. 42c und a andeutet, enthält der Schleim neben den schon angegebenen Bestandteilen eine Unmenge zelligen Materials, wie Kerne (c), Plasmafetzen, Bruchteile der Zellen von abgerundeter Form (d). Ähnliche Vorkommnisse werden bei HEBOLD (1879, p. 24—25), SCHIEFFERDECKER (1884, p. 402), PAULSEN (1886, p. 414)

in Schleimdrüsengängen erwähnt, bei ersterem und letzterem für gereizte bzw. nicht ganz normale Drüsen. Bei meinen Untersuchungen fand ich die morphologischen Bestandteile des Secrets nicht nur auf Zellteile beschränkt, ja ich habe oft ganze Schleimzellen in großer Anzahl angetroffen, weniger bei Spechten als bei Finken und Schwalben, also in Speicheldrüsen, von denen man eine rege Tätigkeit annehmen muß. Ich denke dabei nicht an die pilokarpinisierten Schwalben, bei denen ich entsprechend mehr Zellen im Lumen wahrnahm. Gleiches sah schon R. HEIDENHAIN (1868, p. 45) in gereizten Schleimdrüsen. Auf die Stellungnahme seiner Nachuntersucher gehe ich nicht ein (s. OPPEL, 1900, p. 600). Ich kann KRAUSE (1897, p. 719) nicht zustimmen, der bemerkt, daß Schleimzellen immer im Secret fehlen, auch nicht darin, daß, wenn einzelne Schleimzellen herausgestoßen werden, es sich um keine normalen physiologischen Verhältnisse handelt. Ich nehme an, daß die Mengen ausgestoßenen Zellmaterials nicht wertlos bleiben, daß sie auf irgendeine Weise, vielleicht in der von SCHIEFFERDECKER (1884, p. 402) angegebenen, schließlich in Secret übergehen. Der Frage, auf welche Weise für Ersatz gesorgt wird, bin ich nicht näher getreten; mit KRAUSE (1897, p. 724) stelle ich das Fehlen von Mitosen in den Drüsenzellen fest.

Die Ähnlichkeit der Ausführungsgänge in der Spechtdrüse mit denjenigen in den Speicheldrüsen der Finken wird bei Lichtgrün-Mucikarminfärbung besonders auffällig; es treten grüne und rote Zellen auf. Ruhende, grüne Zellen haben gleiche Breite an der Basis und am Lumen; die grünen Granula liegen gleichmäßig verteilt; der runde, hellere Kern befindet sich durchschnittlich in der Zellmitte. Die Verflüssigung der Granula erfolgt in seiner Nähe. Erschöpfte, grüne Zellen sind schmal; ihr länglicher Kern liegt am Lumen; der Granularest ist auf einen kleinen Zellrest in seiner Mitte zusammengedrängt; an den Seiten ziehen sich helle, ungefärbte Räume entlang. Diese grünen Zellen könnten nach Form und Färbung für seröse angesehen werden. Ich möchte sie nicht dafür halten, denn im Vergleich zu den Finkenzellen zeigen sie nicht die reine Grünfärbung derselben. Bei Mucikarminfärbung bleiben sie nicht ungefärbt, sondern haben rosa Tönung. Ob sie Diastase liefern oder nicht, konnte ich wegen Mangels an lebendfrischem Material nicht durch Verdauungsversuche feststellen. Die Anzahl der grünen Zellen ist gering. Bei stärkerer Vergrößerung weisen fast alle wenigstens eine Spur von Rot (Mucikarmin) auf. Die einen ent-

halten kleine, lumenständige, rote Granula, die anderen haben sie gleichmäßig in der Zelle verteilt. Es gibt Zellen mit allen Übergängen vom Schleimsaum zum Schleimbecher. Ein Teil der Zellen der Ausführgänge ist grünrot; gleiches gilt von ihren Granula und ihrem entleerten Secret. Infolgedessen erscheint letzteres im Sammelgang nicht in derselben leuchtenden Farbe wie in den Endröhrchen, weil eine Vermischung eingetreten ist. Die meisten Drüsenzellen der Ausführgänge in der Spechtdrüse scheinen analog den Finkendrüsengängen einen Schleim zu bilden, der sich aus einem dem serösen ähnlichen Secret herleitet.

Da ich die Spechtdrüse für eine Neuerwerbung halte, benenne ich die übrigen im Unterkiefer der Spechte vorkommenden Gruppen entsprechend der Lage bei anderen Insectenfressern mit *Gl. mandibularis externa* und *interna*.

Die *Gl. mandibularis externa* liegt dem Dentale innen an, das zu ihrer Freilegung entfernt werden muß. Die Gruppe hat die Form eines Streifens, der beim Übergang der Schleimhaut in die Unterschnabelhornhaut vorn spitz beginnt, bis zum Mundwinkel auf 1,5 mm Breite anwächst, dann in leichtem Bogen noch 5,25 mm lang in der Mundwinkelfalte verläuft; dort beträgt die Breite durchschnittlich nur noch 0,5 mm. Die Gruppe besteht aus zylindrischen oder kugligen, verästelt-tubulösen Drüsen, die meist in Längsreihen angeordnet sind. Ihre Ausführgänge haben fast immer zentrale Lage. Bei den länglichen Drüsen sind sie innerhalb derselben und in den das Epithel durchsetzenden Abschnitten gleichbreit. Die im Querschnitt fast kreisförmigen Endröhrchen zeigen nur geringe Breiteschwankungen; einzelne hatten im Durchmesser 0,038 mm. Im distalen Teil sind sie häufig gegabelt. Ihre reiche Umscheidung mit Bindegewebe erinnert an die der vorderen Spechtdrüse. Das intertubuläre Bindegewebe sowie Submucosa und Tunica propria enthalten Leucocytenanhäufungen. Die im Lumen auftretenden Schleimtropfen mit anhängenden Plasmateilen und Granula lassen auf blasenförmige Secretion schließen. Im Gegensatz zur Spechtdrüse enthält das Lumen kaum Kerne oder ganze Zellen.

Die *Gl. mandibularis interna* liegt neben der Zungenscheide. Ihre Länge ist wechselnd. Das hintere Ende befindet sich in gleicher Höhe wie das der äußeren Gruppen. Sie setzt sich aus länglichen, nur im oralen Teil aneinanderstoßenden Drüsen zusammen, deren größte 1,25 mm lang und 0,3 mm breit wird. Histologisch gleichen sie den *Gl. mandibulares externae*.

Die Arbeit der Gl. linguales inferiores wird bei den Spechten von den Drüsen der Zungenscheide übernommen; da diese Hautverdoppelung zum Zungenapparat gehört, benenne ich ihre Drüsen ebenfalls mit Gl. „linguales inferiores“, ohne sie jedoch denjenigen anderer Vögel gleichzustellen. Die Zungenscheide ist bei *Dendrocopus major* mit ovalen Drüsen durchsetzt, die im vorderen Teil einzeln, im hinteren Teil zu 2—4 nebeneinander vorkommen. Fig. Qa stellt einen Querschnitt durch den mittleren Abschnitt der

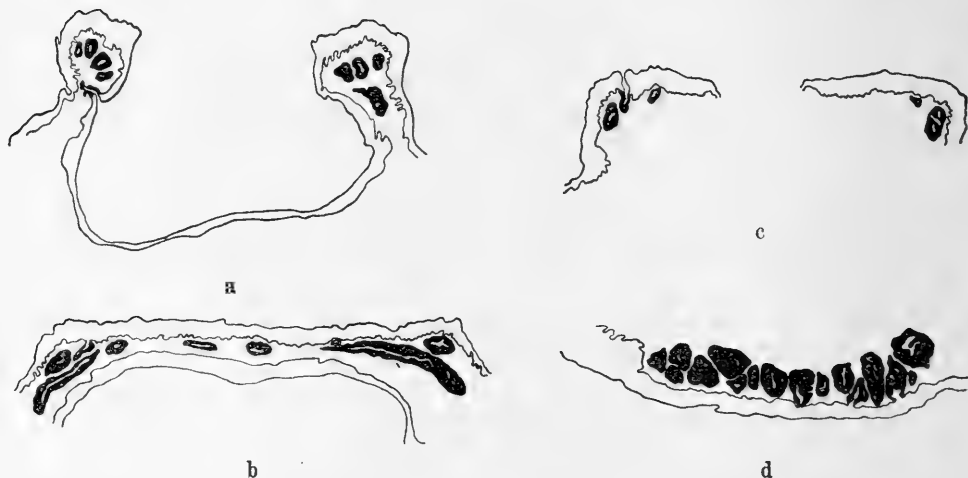


Fig. Q. *Dendrocopus maior* L. 16:1.

- a Zungenscheide quer, Gl. „linguales inferiores“, schematisiert.
 b Zungengrund quer, Gl. linguales superiores, schematisiert.
 c Querschnitt durch den oberen Kehlkopf, Gl. cricoarytaenoideae schematisiert.
 d Querschnitt durch die Gl. palatinae posteriores, schematisiert.

Zungenscheide dar, zwischen deren oberen seitlichen Wänden sie liegen. Eine Drüse ist mit Mündungsgang getroffen. Auffallend zahlreiche, höhere und niedrigere Papillen ragen von der Tunica propria an den oberen Kanten der Zungenscheide in das Epithel hinein. Die Drüsen sind wechselnd breit, die größten 0,5 mm. Neben reich verästelt-tubulösen Drüsen finden sich manche mit nur wenigen Verzweigungen und vereinzelt einfache Tubuli. Manche sind am distalen Ende gegabelt und mehr alveolär. Die Länge der Tubuli nimmt von der Mündung bis zum Schluß der Drüse allmählich zu. Sie münden nach verschiedenen Richtungen; von 24 Drüsen gaben 10 ihren Schleim an der oberen Kante, 8 nach der Innenseite, 6 nach

der Außenseite der Zungenscheide ab. Die Tubuli, durch breites Bindegewebe getrennt, haben meist enge Lumina.

Da, wo die Zungenscheide in den Zungengrund übergeht, verbreitern sich die streifenförmigen Gl. „linguales inferiores“ zur zusammenhängenden Fläche der Gl. linguales superiores, die den ganzen Raum bis zur Kehlkopfspalte einnehmen, diese umsäumend. Dann ziehen sie sich beiderseits, etwas nach außen umbiegend, gewissermaßen als Fortsetzung der Gl. „linguales inferiores“, als vereinzelte kleinere Drüsen bis zu den Kehlkopfpapillen als Gl. cricoarytaenoideae hin, während sie im vorderen Teil beiderseits der Spalte zu zwei bis drei nebeneinanderstehen (Fig. Qc). Manche der Gl. linguales superiores, die mit dem caudalen Teil noch der seitlichen Zungenscheide angehören, biegen mit dem oralen Abschnitt nach dem Zungengrund zu, wo ihre Ausmündung erfolgt (Fig. Qb). Prinz LUDWIG FERDINAND von Bayern (1884a) gibt auf tab. 32, fig. 1 einen mehr oral gelegenen Querschnitt des Zungengrundes von *Dendrocopus*. Ich verweise auf seine Abbildung wegen der Lagebeziehungen der Drüsen zum Zungenkörper. Die Drüsen haben mit denen der Scheide gleichen Bau, sind im allgemeinen etwas größer, ihre Lumina sind breiter. Einige zusammengesetzt-tubulöse Drüsen werden über 1 mm lang. Die Längsachse der meisten liegt zur epithelialen Begrenzung des Zungengrundes parallel, erst kurz vor der Mündung stellt sie sich senkrecht zu ihr.

Die Gl. maxillares münden 1,9 cm hinter der Schnabelspitze an der Mittellinie. Von einer histologischen Beschreibung nehme ich Abstand, da sie mit der noch zu besprechenden des Grünspechts, abgesehen von ihren Ausdehnungen, übereinstimmt. Die Gl. palatinae posteriores liegen der Choanenspalte an. Im vorderen und im mittleren Drittel bilden sie einen durchschnittlich 0,8 mm breiten Streifen, der aus verästelt-tubulösen Drüsen von der Größe derjenigen aus der Gl. mandibularis externa sich zusammensetzt. Doch verbreitern sich ihre Ausführungsgänge nach dem distalen Ende zu. Ihre Querschnitte bilden Ellipsen. Da die Tubuli meist in gleicher Höhe entspringen, erscheint der Drüsenlängsschnitt handförmig geteilt; der erweiterte Ausführungsgang stellt ein kleines Sammelbecken für das Secret dar.

Die Gl. pterygoideae breiten sich je 4,2 mm von der Spalte seitlich aus. Die Gruppe enthält vorwiegend längliche Drüsen, die bis 1,25 mm hoch werden können; ihre Durchschnittsbreite beträgt 0,25 mm (Fig. Qd). Nach hinten verkleinern sie sich, wobei

sich ihre Form abrundet. Die verästelt-tubulösen, eng aneinander liegenden Drüsen breiten sich dicht unter dem Epithel aus. An sie grenzen große Leucocytenansammlungen, die vereinzelt Drüschchen vollständig umschließen. Die Drüsen der Gl. pterygoideae sind im allgemeinen größer als die der benachbarten Gruppen. Ihre Längsachse steht fast ausschließlich senkrecht zum Epithel. Die Breite ihrer Sammelgänge liegt zwischen 0,085 und 0,14 mm.

Die schon von GIEBEL (1866, p. 477) als klein beschriebene Gl. angularis oris bildet in der Mundwinkelfalte eine Ansammlung kugliger, eiförmiger bis zylindrischer Drüschchen von verästelt-tubulösem Typus, die sich bis nahe zum Übergang der Schleimhaut in die äußere Haut erstrecken.

Die Granula sind in allen Drüsen die gleichen wie in der Gl. picorum, also mit Halbmondstruktur versehen, stehen ihnen jedoch an Deutlichkeit nach. In den meisten Gruppen kommen vorwiegend die unregelmäßig gestalteten Sekundärgranula zum Vorschein. Alle Drüsenzellen haben starke Membranen, ausgenommen die Lumen-seite. Sie entsenden Fortsätze ins Zellinnere. Messungen an den Membranen der Gl. pterygoideae ergaben bis 0,0015 mm Breite. Die Secretion der Drüsenzellen erfolgt meist blasenförmig.

Dryocopus martius L.

Die Gl. picorum (Fig. 9) beginnt im Kieferwinkel mit 2,1 mm Breite; sie reicht, 5,5 cm lang, bis zur Höhe der Ohröffnung. Sie läuft stets neben dem Dentale her, nimmt beständig an Breite zu, deren Maximum von 0,7 cm in der Mitte der caudalen Hälfte liegt. Hinten ist sie sanft abgerundet. Beim Schwarzspecht überwiegt der äußere weiße Abschnitt, der dem hinteren beim Buntspecht entspricht, ganz bedeutend den inneren dunklen, der nur 3,5 cm lang und im Maximum 0,4 cm breit wird. Die Spechtdrüse mündet mit mehreren großen Öffnungen im vorderen Mundhöhenboden. Ihre Unterseite ist rauher als die Oberseite; dort ist auch zu erkennen, daß die vordere Drüse mit mehreren, parallel gelagerten Schläuchen caudal endet, die hintere aus vielen pflastersteinartigen Läppchen von unregelmäßiger Form und Größe besteht, die vielfach im oralen Drüsenende mit ihrer Längsachse senkrecht zum Hauptlumen gerichtet sind. Der vordere Drüsenabschnitt setzt sich aus zahlreichen, zusammengesetzt- und verästelt-tubulösen Drüsen von unregelmäßiger Länge zusammen. Bei Thionin-Eosinfärbung ist der vordere Abschnitt teils rot, teils blau gefärbt. Die rote Partie enthält reich

verzweigte Haupt- und Nebensammelgänge mit besonderem Drüsenepithel in allen Nebengängen. Die blaue Partie zeigt dicht aneinandergelegene Tubuli von schmalem Durchmesser. Demnach vereinigt der vordere Abschnitt allein die charakteristischen Merkmale beider Teile der Spechtdrüse. Die roten Drüsen überwiegen die blauen. Die Verzweigung in Tubuli beginnt bei einigen schon kurz unter dem Deckepithel, bei anderen tiefer in der Submucosa. Die Hauptmasse der vorderen Gl. picorum wird durch 2—3 zusammengesetzt-tubulöse Drüsen gebildet, die etwas weiter caudal als der hintere Abschnitt münden und sich teilweise durch den ganzen vorderen Komplex hindurchziehen. Blaufarbte Schleimzellen sind meist nur am distalen Ende der Tubuli aufzufinden.

Die Bezeichnung „hinterer“ Abschnitt der Gl. picorum für den weißen Teil ist bei *Dryocopus* insofern nicht ganz richtig, als er vor dem vorderen mündet; doch behalte ich jene Bezeichnung bei, weil die Hauptmasse der weißen Drüse hinter der rötlichen liegt. Breite Bindegewebsschichten trennen sie von der vorderen. Der hintere Abschnitt besteht aus einer zusammengesetzt-tubulösen Drüse mit sehr weitem Zentrallumen, das zunächst außen an der Drüse, der Mittellinie zugekehrt, verläuft, hinter dem ersten Drittel sich jedoch zentral verlagert. Kurz hinter der Ausmündung beginnen die Verzweigungen. Haupt- und Nebensammelgänge sind mit demselben kubisch-cylindrischen Epithel ausgekleidet, das uns beim Buntspecht begegnete, welches aber nicht bis zum caudalen Gangende reicht. Im vorderen Teil des hinteren Drüsenabschnitts überwiegen die roten Drüsentubuli, im entgegengesetzten die blauen; die Mitte enthält beide gleichmäßig. Gesamtaufbau, Bau der Nebensammelgänge und der Tubuli ist wie bei *Dendrocopus*. Mucigenes Secret sah ich beim Schwarzspecht auch in spindelförmigen, homogenen Streifen auftreten.

Die Gl. mandibularis externa ist 3,6 mm lang. Vorn 1,2 mm breit nimmt sie bis zum Mundwinkel stetig zu, wo sie 4,2 mm Breite erreicht; von dort aus setzt sie sich in einen 0,5 cm langen, schmalen Zipfel fort. Form und Bau der Drüsen ist wie beim Buntspecht.

Die Gl. mandibularis interna wird von der Gl. picorum überdeckt. Sie enthält mehrere kleine Gruppen. Ihre vorwiegend gestreckten Drüsen sind der Mittellinie parallel angeordnet und münden im mittleren Mundhöhlenboden mit großen Öffnungen. Sie zeigen sowohl verästelt- wie auch zusammengesetzt-tubulösen Bau.

Die Gl. linguales setzen sich aus der seitlichen Hautscheide als dichte Drüsenschicht auf dem Zungengrund fort, ein 8—9 mm langes, 6 mm breites Feld einnehmend. Die Gl. „linguales inferiores“ sind verästelt-tubulös. Die oralen, größeren Drüsen der Gl. linguales superiores gehören teilweise dem zusammengesetzt-tubulösen Bau an. Die meisten Zungendrüsen sind durch kubisch-cylindrisches Epithel in den Ausführungsgängen ausgezeichnet; die kleineren führen nur gewöhnliches Schleimepithel. Alle besitzen verhältnismäßig weite Zentral- und Nebenumina.

Die Gl. cricoarytaenoideae stehen sowohl an der Kehlkopfspalte als an den Rachenpapillen als verästelt-tubulöse Drüsen.

Die Gl. maxillares beginnen vorn im Abstand von 2,8 cm von der Schnabelspitze. Sie haben ihren Platz an der Mittellinie in der Furche, die vom Maxillare und Praemaxillare gebildet wird, und erstrecken sich bis zum Vomer. Die Breite des mittleren Abschnitts jeder Drüse beträgt 0,55—0,75 mm. Jede ist reich verzweigt und enthält abweichendes Epithel im weiten Hauptausführungsgang. Ihre Tubuli verhalten sich morphologisch und färberisch wie die Mehrzahl der Endröhrchen aus der vorderen Spechtdrüse.

Die Gl. palatinae posteriores sind durch einen 3,5 mm breiten, drüsenlosen Streifen in einen äußeren und einen inneren Abschnitt gesondert. Die äußere Gruppe zeichnet sich durch außergewöhnlich große Öffnungen aus, wovon einzelne einen Durchmesser von 0,1 mm erlangen. Die Gesamtlänge ist 1,2 cm, die Maximalbreite 3,5 mm. Die 2,5 cm lange, innere Gruppe liegt an der Choanenspalte, an deren hinterem Ende sie bis 3 mm breit wird. Beide Gruppen haben verästelt-tubulöse Drüsen, die bei der inneren ein dichtes Polster darstellen. Die meisten sind länglich, in der Submucosa gewunden. Ihre Längsachse ist meist dem Epithel parallel gerichtet. Sie erreichen bis 1,4 mm Länge und eine Durchschnittsbreite von 0,3 mm.

Die Gl. pterygoideae, die aus der Vereinigung von äußeren und inneren hinteren Gaumendrüsen hervorgehen und mit ihnen gleichen Bau besitzen, nehmen an der mittleren Infundibularspalte 1 mm Schichtdicke an, die von übereinander gelagerten, kugligen und zylindrischen Drüsen gebildet wird. Nach außen geht das mehrschichtige Polster in ein einschichtiges über. Die Längsachse fast aller Drüsen nimmt senkrechte Lage zum Epithel ein.

Die Gl. angularis oris hat gleiche Anordnung im Mundwinkel

wie bei *Dendrocopus*. 4,3 mm lang und im Mundwinkel 1 mm breit reicht sie bis zum caudalen Ende der Gl. mandibularis externa.

Picus viridis L.

Literaturangaben berichten über eine verhältnismäßige Größenzunahme der Spechtdrüsen bei den einzelnen Vertretern der Pici, der Buntspecht habe die kleinsten, der Wendehals die größten; letzterem steht in der Ausdehnung der Gl. picorum der für mich in Betracht kommende Grünspecht nahe; *Dryocopus* nimmt Mittelstellung zwischen *Dendrocopus major* und *Picus viridis* ein (vgl. Fig. 8—10). Bringt man die geringere oder stärkere Beanspruchung der Spechtdrüsen in Beziehung zur Nahrung der Gattungen, so kann man daraus eine Erklärung der verschiedenen Ausdehnungen herleiten. Die Nahrung eines *Dendrocopus major* setzt sich neben Insekten, deren Eier und Larven leicht am klebrigen Speichel hängen bleiben, auch aus Nüssen und Beeren zusammen. *Picus viridis* dagegen ist ausschließlich Ameisenfresser und bedarf daher zu deren Festhaltung einer größeren Menge Speichels. *Dryocopus martius* lebt von Holzkäfern, deren Larven und Holzwespenlarven, eine Nahrung, welche auch die Mitte zwischen der von Bunt- und Grünspecht hinsichtlich Anhaftens hält. Von den Spechten findet *Picus viridis* die meiste Beachtung in der Literatur, vor allem seine Spechtdrüse. MECKEL (1829, p. 466), GIEBEL (1866, p. 482) und TASCHENBERG (1905, p. 47) heben ihre starke Entwicklung und ihre außerordentliche Länge hervor. Abbildungen der Spechtdrüsen des Grünspechts sind unter den älteren Untersuchern z. B. bei OWEN (1868, p. 155), unter den neueren bei LEIBER (1907) anzutreffen. Eingehender behandeln HÖLTING (1912, p. 28) und BATELLI mit GIACOMINI (1889, p. 88) die Gl. picorum. Während der erstere sie nur makroskopisch beschreibt, geben letztere mikroskopische Einzelheiten über den Verlauf des Hauptsammelgangs, über die Aufteilung der Drüse in zahlreiche Drüschchen nach einer Seite, wodurch ihre asymmetrische Form und seitliche Lage bedingt wird, über deren Auflösung in Schläuche, die ihr Secret an sekundäre Sammelgänge abgeben.

Die 7 cm lange Spechtdrüse ist am hinteren Ende abgerundet. Entgegen HÖLTING besaßen die von mir untersuchten Gl. picorum beim ausgewachsenen Grünspecht nur eine Maximaldicke und -breite von 0,3 bzw. 0,9 mm, gegen 0,5 und 1 cm. Der vordere, dunkle Teil ist 4,5 cm lang und wird 0,5 cm breit. Beide Drüsenabschnitte

münden im mittleren Kieferwinkel mit großen, hintereinandergelegenen Öffnungen, der hintere Abschnitt vor dem vorderen. Da GIEBEL (1866, p. 482) nur eine Drüsenöffnung für die Gl. picorum erwähnt, außerdem 2 Reihen Drüsenöffnungen beobachtet, die er innen dicht unter der Mundhaut liegenden Drüsen zuschreibt, so wird wohl ein Teil dieser Öffnungen noch der Gl. picorum zufallen müssen.

Der vordere Abschnitt der Spechtdrüse beim Grünspecht weicht in Aufbau und Färbung nicht von dem des Buntspechts ab. Von ganz außerordentlicher Länge sind seine Nebensammelgänge mit ihrer vom Schleimepithel abweichenden Auskleidung, die schon BATELLI u. GIACOMINI (p. 88) durch die nach der freien Fläche verschobenen Kerne aufgefallen war.

Der hintere Abschnitt besteht aus einer zusammengesetzt-tubulösen Drüse mit ausgeprägtem Hauptlumen, von dem Nebensammelgänge abgehen, die wiederum Zentrallumina für zusammengesetzt-tubulöse Drüsen bilden. Neben ihnen gehen auch Tubuli direkt von ihm aus, die im oralen Teil besonders mit ihren Querschnitten den seinen regelmäßig umsäumen. Im mittleren und im Caudalteil geht der Querschnitt in eine Ellipse über, deren Hauptachse im Maximum bis $\frac{1}{4}$ der Gesamtbreite an Ausdehnung erreicht.

Auf die färberischen Unterschiede zwischen vorderem und hinterem Abschnitt, die sich bei Mucikarminfärbung zeigten, konnte ich insofern nicht soviel Wert legen, weil sie in ganzen Schnittfolgen fehlten; die meisten verhalten sich etwa wie die der hinteren Spechtdrüse beim Buntspecht. Zwar sind die Granula des vorderen Abschnitts immer etwas dunkler, aber Kernmembran und Kern haben gleiche Färbung. Die Masse des Gangepithels im Verhältnis zum eigentlich drüsigen ist beim Grünspecht nicht nur absolut, sondern auch relativ größer als beim Bunt- und Schwarzspecht. Auch in seinen Drüsenlumina sind ganze Zellen, Zellkerne, größere Zellbestandteile in Form kugliger oder ovaler Häufchen neben dem fädigen Schleim und den zusammengefloßenen Mucigengranula enthalten.

Über die Lagebeziehungen der Spechtdrüse zu den übrigen Unterkieferdrüsen möge Fig. Ra Aufschluß geben.

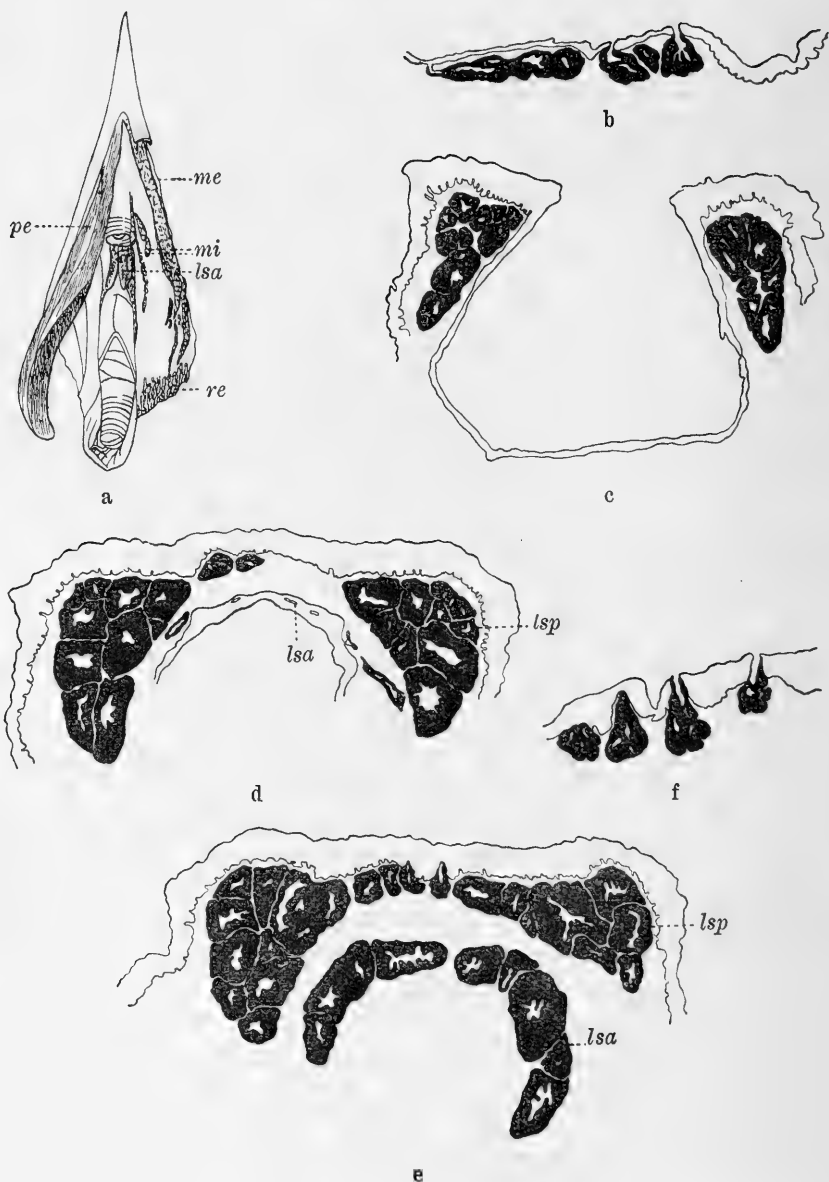
Die Gl. mandibularis externa (*me*) befindet sich unter dem Dentale. Im Mundwinkel liegt die Maximalbreite von 3 mm. Von hier an liegt sie etwas nach innen zu und läuft in einem 5–6 mm langen Zipfel aus. Die dicht aneinandergelagerten Drüsen von meist zylindrischer Form haben große, längliche Öffnungen. Die

verästelt-tubulösen Drüsen stellen eine dichte Schicht dar, die längeren, parallel zum Epithel sich erstreckenden stellen sich nur mit ihrem Mündungsabschnitt senkrecht dazu (Fig. Rb). Vom breiten Hauptgang verzweigen sich die Tubuli meist radiär unmittelbar unter der Tunica propria. Gewöhnlich sind sie von Bindegewebe umhüllt, das mit Leucocytenansammlungen bereichert ist.

Die Gl. mandibularis interna wird von mehreren, wenig zusammenhängenden Drüsenansammlungen gebildet, die den Mundhöhlenboden im mittleren und hinteren Abschnitt als kurze, dicke Drüsenhäufchen und hintereinander gelegene Einzeldrüsen durchsetzen (Fig. Ra *mi*). Unter den reihenförmig angeordneten fällt die Gruppe, die sich dicht am oberen Kehlkopf und der Luftröhre bis zum Ösophagus hinzieht, durch ihre Länge auf. Sie besteht aus länglichen, in der Mitte teilweise zu zweien nebeneinanderstehenden Drüsen. Die Gl. mandibularis interna weist zusammengesetzt-wie auch verästelt-tubulösen Bau auf. Manche ihrer Endröhrchenzellen enthalten bei Thionin-Eosinfärbung neben blauen auch mehr rötlich getönte Schleimzellen.

Die Gl. „linguales inferiores“ haben beim Grünspecht eine stärkere Ausbildung als bei den besprochenen Spechten erfahren. Die zusammengesetzt-tubulösen Drüsen liegen zunächst einzeln, dann zu mehreren hintereinander, wobei sie die Mitte zwischen den Epithelien der Hauptscheide innehalten (Fig. Rc). Sie sind von ovaler Gestalt, nehmen entsprechend der Hautscheide an Breite zu. Vom weiten Hauptsammelgang gehen radiäre kurze Nebensammelgänge ab, beide mit niedrigem Epithel ausgestattet.

Die Gl. linguales superiores zeichnen sich durch besonders große Ausdehnung aus; bei ihnen sind nämlich 2 gesonderte Gruppen auf dem Zungengrund vorhanden, eine vordere und eine hintere, wobei letztere den Gl. linguales superiores beim Bunt- und Schwarzspecht entspricht; erstere gehört der medialen Partie der Zungenscheide an; der Einfachheit halber rechne ich sie dem Zungengrund zu. Sie stellt 2 längliche, spitz auslaufende, 6,3 mm lange Lappen dar, die nach Abpräparation der Zunge aus ihrer Scheide sichtbar werden (Fig. Ra *lsa*). Sie werden 1,7—2 mm breit. Man findet sie bei ausgestreckter Zungenscheide etwa 1 mm hinter der Verwachsung der Ränder zur Zungenscheide. Jeder Lappen besteht aus mehreren zusammengesetzt-tubulösen Drüsen. Fig. Rd zeigt einen Querschnitt durch eine in Ruhelage befindliche Zungenscheide, wovon nur ihre mittlere Partie im Umriss gezeichnet worden ist. In ihr sind 3 Öff-

Fig. R. *Picus viridis* L.

a Unterschnabel, rechts die Gl. picorum entfernt, 3:4. b Gl. mandibularis externa quer, schematisiert, 16:1. c Zungenscheide quer, Gl. „linguales inferiores“, schematisiert, 16:1. d hinterer, e vorderer Zungenrund quer, Gl. linguales superiores, schematisiert, 16:1. f Gl. oesophagi, schematisiert, 16:1.

b—f mit dem ABBE'schen Zeichenapparat gezeichnet.

nungen im Schrägschnitt nahe dem Epithel getroffen. Dieser Teil der Zungenscheide wird vom Zungengrund gedeckt und zwar, da es sich um die Ruhelage handelt, von dessen mittlerem bis hinterem Abschnitt. In Fig. Re sind die vorderen Drüsen der Gl. linguales superiores in einem caudaleren Teil quergetroffen; sie lassen schon eine deutliche Sonderung in 2 Lappen erkennen; der Zungengrund ist in einer mehr oral gelegenen Partie dargestellt. Beim Heraus-schnellen der Zunge aus der Scheide werden die in der Ruhe ziemlich hinten befindlichen Gl. linguales superiores anteriores nach vorn mitgerissen. Die Gl. linguales superiores posteriores sind wie die meisten der vorderen Gruppe zusammengesetzt-tubulös, kleinere verästelt-tubulös. Die an den Rändern des Zungengrundes gelegenen Drüsen haben einen bedeutenderen Umfang als die des Mittelfeldes. Allen Drüsen ist ein weites Hauptlumen gemein.

Gleiches gilt von den kleinen verästelt-tubulösen Gl. cricoarytaenoideae, die eine Fortsetzung der Drüsen der seitlichen Hautscheide darstellen.

Nach HÖLTING besitzt der Grünspecht außer dem „Paar am Mundhöhlenboden“ nur noch „ein Paar am Gaumendach“, womit er wahrscheinlich die Gl. maxillares meint, weil die hinteren Gaumendrüsen doch von zahlreichen Drüschchen gebildet werden. Ihre Lage jedoch „an der Vereinigungsstelle des Flügelbeins mit dem Gaumenbein“ scheint mir nicht richtig beschrieben zu sein, denn ich habe die Gl. maxillares nur bis zum oralen Ende der Choanenspalte liegend angetroffen, was auch eher mit einer Länge von „1 cm“ zu vereinen ist, bei Berücksichtigung des Abstandes von 1,5 cm zwischen Drüsenöffnungen und Schnabelspitze. Die Angabe HÖLTING's von 5 mm Drüsenbreite steht in großem Gegensatz zu meinem Befund, denn ich habe nicht mehr als 0,6—0,7 mm angetroffen. Ich habe das Drüsengewebe nicht nur links und rechts vom Ausführungsgang liegend gefunden, sondern in gleicher Breite rund herum. Da auf das Lumen des Ausführungsganges annähernd $\frac{5}{7}$ der ganzen Drüsenbreite entfallen, so sind die vielfach senkrecht davon abzweigenden Nebensammelgänge und Tubuli kurz. Das Lumen der Tubuli ist eng. Ich konnte nur verhältnismäßig wenige Bindegewebszüge zwischen ihnen erkennen.

Die äußere Gruppe der Gl. palatinae posteriores besteht aus dicht nebeneinander gelegenen Drüschchen. Im Abstand von 2,6 mm von ihr zieht sich an der Choanenspalte die 2 cm lange, innere Gruppe entlang, die aus etwas größeren, tiefer in die Submucosa

hinein verlagerten Drüsen besteht. Beide Gruppen sind verästelt-tubulös, besitzen weites Hauptlumen und kurze Tubuli. Ihnen gleichen im Aufbau die Gl. pterygoideae, die jedoch dichter nebeneinander und teilweise in den Papillen von Tunica propria und Submucosa liegen. Wie schon mehrfach bei anderen Vögeln erwähnt, zeichnet sich auch beim Grünspecht diese Gruppe durch Leucocytenreichtum aus.

Die Lage der Gl. pterygoideae in den Papillen erinnert an diejenige der Ösophagusdrüsen (Fig. Rf); von einer Beschreibung letzterer sehe ich ab, da sie von BARTELS (1895, p. 665) behandelt worden sind.

Auch bei *Picus viridis* wird die Gl. angularis oris von einer flächenhaft ausgebreiteten Gruppe, deren Kleinheit bei GIEBEL (1866, p. 482) erwähnt ist, gebildet. Im oralen und medialen Teil nähert sie sich der Gl. mandibularis externa. Der gleiche Drüsenaufbau, die dünne Beschaffenheit des Epithels und die Leucocytenansammlungen wie in der äußeren Unterkieferdrüse legen den Gedanken nahe, daß es sich hier bei der Gl. angularis oris nur um eine abgesonderte Verlagerung eines Drüsenkomplexes der Gl. mandibularis externa handeln könnte.

Spechte.

Vogel	Gl. mandibulares			Gl. linguales		Gl. crico-arytaenoideae	Gl. palatinae		Gl. pterygoideae	Gl. angularis oris
	picorum	externa	interna	„inferiores“	superiores		maxillares	posteriores		
<i>Dendrocopos major</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Dryocopus martius</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	ext. ◆◆◆ int. ◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Picus viridis</i> L.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	ant. ◆◆◆ post. ◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆

V. Raubvögel.

Recht spärlich lauten die Angaben über Speicheldrüsen bei den Raubvögeln und datieren dabei aus älterer Zeit. MECKEL (1829,

p. 486) findet sie klein; den Tagraubvögeln sollen die hinteren Unterkieferdrüsen, den Nachtraubvögeln auch die Mundwinkeldrüsen fehlen, Angaben, denen ich nicht zustimmen kann. GIEBEL (1858, p. 29) und GADOW (1879, p. 145) nennen Zungendrüsen, die nach RANVIER (1884, p. 198) die stärkste Ausbildung erfahren haben. BATELLI (1890) macht auf die Ähnlichkeit aufmerksam, die zwischen den Gl. linguales der Raubvögel und *Cypselus apus* herrscht, was ich mit Ausnahme von *Aquila vindhiana* bei den von mir untersuchten Rapaces bestätige. Ich behalte die Bezeichnung Gl. linguales „inferiores“ bei, obwohl die Drüsen in der Mehrzahl eine mehr oberflächliche Ausdehnung besitzen.

Leider standen mir keine einheimischen Raubvögel zur Verfügung.

Spilornis cheela LATH.

Der Cheela-Habicht besitzt im Unterkiefer nur ein Paar Drüsen, den Gl. mandibulares anteriores entsprechend. Die Gruppe ist verhältnismäßig klein, 0,9 cm lang. In der Mitte, wo die Breite 0,4 cm beträgt, stoßen die beiden Hälften zusammen, die caudal in einen Zipfel auslaufen. Der orale Abschnitt ist am dicksten. Die Drüsen münden an der Mittellinie mit ungefähr 36 kleineren und größeren Öffnungen aus, wobei die vorderen unregelmäßig stehen, die hinteren reihenförmig angeordnet sind.

Die Gl. linguales inferiores befinden sich in der caudalen Zungenhälfte an den Zungenrändern und münden zusammen mit etwa 100 Öffnungen aus.

Die Gl. linguales superiores liegen auf dem Zungenrund auf einer 1 cm langen, 0,7 cm breiten Fläche verteilt; auf 3 qmm zählte ich 12 Drüsenöffnungen.

Die Öffnungen der Gl. maxillares befinden sich in dem Winkel, den der vordere Querwulst der Gaumenhaut mit den seitlichen Leisten bildet, in 2 cm Entfernung von der Schnabelspitze.

Die Gl. pterygoideae bilden ein 0,5 cm breites, 0,6 cm langes Drüsenfeld seitlich der Infundibularspalte, vorn durch die Gaumenleiste, hinten durch die Rachenpapillen begrenzt.

Die Gl. angularis oris von kleiner, dreieckiger Gestalt liegt unter dem Jugale und zieht sich ungefähr 0,6 cm am Unterschnabelrand entlang, wobei sie dem Dentale aufsitzt. Ihre längliche Ausmündung ist gut zu erkennen.

Geranoaetus melanoleucus VIEILL.

Der in Südamerika lebende Aguja hat eine 1 cm lange, 0,45 cm breite Gl. mandibularis anterior, die am hinteren Ende abgerundet ist. Ihre Oberfläche ist durch die vortretenden Einzeldrüsen von kugliger oder zylindrischer Form uneben. Die Anzahl der Mündungen beträgt 65—70. Die beiden Lappen lassen an der Mittellinie einen 1,5 mm breiten, muskulösen Streifen zwischen sich.

Die Gl. mandibularis posterior wird von einer 0,4 cm tiefer und 1 cm seitlicher gelegenen Gruppe gebildet, die am proximalen Thyrohyale sich 1,5 cm lang ausdehnt. Der vordere, verdickte Teil enthält deutlich ausgeprägte Einzeldrüsen; der hintere, dünne verschmälert sich zu einem Zipfel, der nur 1,5 mm breit ist im Gegensatz zum 2,5—3 mm oralen Abschnitt. Die Gruppe gibt ihr Secret durch 18 hintereinander gelegene Öffnungen ab.

Die Gl. linguales inferiores beginnen vorn 1,2 cm hinter der Zungenspitze und dehnen sich in einem 3 mm breiten Streifen bis zu den Zungenpapillen aus.

Ihre Fortsetzung machen die auf einem 1 cm langen, 0,5 cm breiten Felde stehenden Gl. linguales superiores.

Die Gl. maxillares münden in etwas größerer Entfernung als die von *Spilornis* von der Schnabelspitze aus, wobei die Öffnungen in 3 mm Abstand voneinander liegen.

Gl. palatinae posteriores sind ebenso wie bei *Spilornis* und den meisten übrigen Raubvögeln nicht vorhanden.

Die Gl. pterygoideae sind dagegen stark entwickelt. Von der Infundibularspalte an erstrecken sie sich nach vorn in schräger Richtung bis zu den seitlichen Gaumenpapillen.

Die kurze, gedrungene, kegelförmige Gl. angularis oris ist unter dem Jugale anzutreffen. Länge und Breite betragen 7,5 und 4 mm; ihre Mündung liegt 2 mm vom Mundwinkelrand entfernt.

Neophron percnopterus L.

Mit Ausnahme der Gl. linguales superiores sind sämtliche Drüsengruppen in Fig. 8 eingetragen. Der Aasgeier hat im Unterkieferwinkel eine 1,5 cm lange Gl. mandibularis anterior, die dem Dentale entlang läuft, teilweise von diesem überdeckt wird. Ihre Maximalbreite von 0,5 cm befindet sich in der zweiten Hälfte. Sie besitzt je 35—37 große, unregelmäßig verteilte Öffnungen.

Die Gl. mandibularis posterior gliedert sich in eine äußere

kompakte, 1,1 cm lange, 0,3 cm breite Gruppe, die im Abstand von 0,6 cm der vorderen folgt und in eine innere, kürzere, schmälere; erstere zeigt beerenförmiges Gepräge.

Die Gl. linguales inferiores liegen sowohl auf der Zungenoberseite als auch auf den Seiten. Im ganzen sind etwa 70 Öffnungen vorhanden. Die vordere Zungenhälfte ist drüsenfrei.

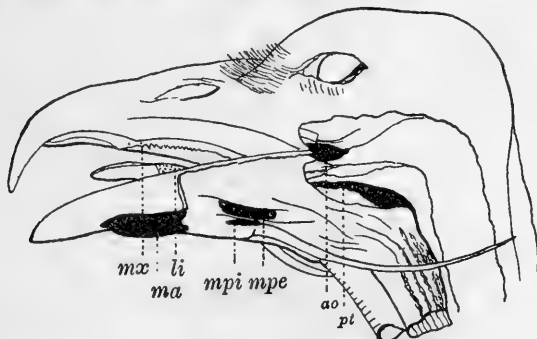


Fig. 8. *Neophron percnopterus* L.

Kopf (abgebildet), Speicheldrüsen schematisiert. 2:3.

Die Gl. linguales superiores bedecken den Zungengrund in Form eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Spitze im Winkel der Zungenpapillen liegt. Einige ihrer Drüsenöffnungen umstehen bogenförmig den oberen Kehlkopfspalt.

Die Öffnungen der Gl. maxillares ziehen sich 3,2 cm von der Schnabelspitze entfernt bis knapp zur Choanenspalte.

Die Gl. pterygoideae ersetzen vollkommen die fehlenden hinteren Gaumendrüsen, weil sie eine 8 mm breite, 1,2 cm lange Secretionsfläche bilden, die wenigstens 70 große Öffnungen aufweist.

Die Gl. angularis oris wird ebenfalls von nur einer 0,8 cm langen, in der Mitte 4—5 mm dicken Drüse gebildet, deren große Öffnung wie bei *Geranoaetus* liegt.

Aquila vindhiana FRANKL.

Der auf den Indischen Halbinseln vorkommende Schreiseeadler ist durch eine größere Mannigfaltigkeit der Speicheldrüsengruppen ausgezeichnet, die in Fig. T schematisch zur Darstellung gebracht sind.

Aquila enthält im Unterkieferwinkel eine 1,1 cm lange, 0,5 cm breite Gl. mandibularis anterior, deren Hälften in der Mittellinie zusammenstoßen. Auf der Oberfläche weist die 1,5 cm dicke Gruppe

kleine Höcker auf. Die ungefähr 40 großen Öffnungen sind ungleichmäßig verteilt.

Die Gl. mandibularis posterior teilt sich in eine äußere, mittlere, innere Gruppe ein. Die äußere liegt 1 cm vom Mundwinkel entfernt auf dem Rand seiner Falte. Sie ist 0,5 cm lang, in der hinteren Hälfte 1,5 mm breit und besteht aus kugligen, in 2 Reihen angeordneten Drüsen. Die mittlere befindet sich 3,5 mm weiter nach vorn, 2 mm medialer. Sie ist nur 3,5 mm lang und gleichmäßig 2 mm dick. Sie mündet mit etwa 14 Öffnungen. Die innere, größte Gruppe breitet sich an der Ansatzstelle des Thyrohyale aus. Sie ist

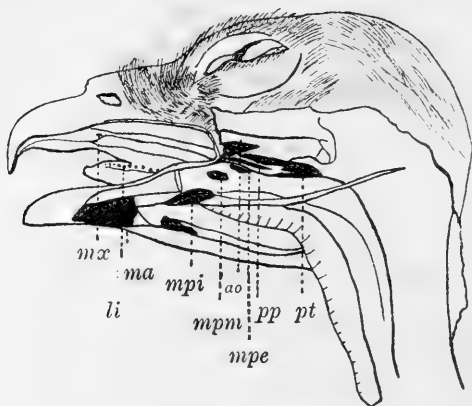


Fig. T. *Aquila vindhiana* FRANKL.

Kopf (abgebalgt), Speicheldrüsen schematisiert. 2:3.

an den Enden zugespitzt, 3 mm breit. Ihre 13 Öffnungen stehen in einer der Zunge parallelen Reihe.

Die 22—25 Gl. linguales inferiores nehmen nur an den Zungenseiten in deren zweiten Hälften Platz.

Die Gl. linguales superiores liegen wie bei *Neophron*. Von ihren etwa 60 Drüsenöffnungen sind die außenstehenden am größten.

Die Öffnungen der Gl. maxillares zeigen sich 2,3 cm hinter der Schnabelspitze dicht an der Mittellinie.

Gl. palatinae posteriores sind mit wenigen Drüsen an den seitlichen Gaumenpapillen vertreten.

Die mächtigen Gl. pterygoideae entsenden nach dem seitlichen und inneren Gaumenfeld noch Ausläufer, welche die an sich schon große Drüsenfläche noch ausgedehnter gestalten.

Die Gl. angularis oris gleicht in Form und Lage der von *Neophron*.

Bubo virginianus Gm.

Der ganze Mundhöhlenboden des virginischen Uhus ist mit Drüsen besetzt (Fig. 11). Die Gl. anteriores und posteriores sind durch Übergänge miteinander verbunden; trotzdem nehme ich eine Sonderung vor, weil die vorderen Drüsen eine kompaktere Masse bilden, die sich von den hinteren auch durch größere Dicke unterscheiden. Die Gl. mandibularis anterior (*ma*) besteht aus je einem dreieckigen Lappen; die 1,3 cm langen Basalseiten liegen an der Mittellinie. Beide Hälften füllen den Kieferwinkel aus. Jede ist im Maximum 6 mm breit und 2 mm dick. Zwischen den beiden Dreiecken schiebt sich eine streifenförmige, 1,6 cm lange, durchschnittlich 2 mm breite Gruppe hindurch, deren hintere Hälfte sich frei bis dicht unter die Zunge schiebt; vorn geht sie in die Hauptdrüsen über. Ihre Öffnungen sind im caudalen Teil in 2 deutlichen Längsreihen wahrzunehmen. Im oralen Abschnitt sind sie zahlreicher und unregelmäßig verteilt und fallen neben den reihenförmig liegenden der dreieckigen Gruppen auf. Die Drüschchen, die ungemein dicht zusammenliegen, gehören sowohl dem verästelt- als auch dem zusammengesetzt-tubulösen Bau an. Die meisten besitzen weite Ausführgänge.

Die Gl. mandibularis posterior teile ich wie bei *Neophron* in eine äußere und innere Gruppe ein, die einander parallel verlaufen. Die äußere (*mpe*) ist eine unmittelbare Fortsetzung der vorderen. Sie besteht aus zahlreichen, rundlichen, in Längsreihen stehenden Drüschchen, die nach dem Kieferwinkel konvergieren. Die Hauptdrüsenzüge sind 3 cm lang; ihre Fortsetzung bilden die Drüsen des oberen Kehlkopfes und des Ösophagus. Ihre Reihen sind ungleich stark entwickelt. Am Dentale sind sie flächenhaft ausgebildet; nach innen und hinten zu treten sie als längliche oder rundliche, knollenförmige Erhebungen auf, von denen einzelne bis 4 mm lang sind und 1,5 mm über den Mundhöhlenboden hervorragen. Die kleinen Öffnungen liegen dichter als die der vorderen Gruppe. So zählte ich in einem 2 cm langen, 1 mm breiten Streifen 29 Öffnungen.

Die innere Gruppe (*mpi*) steht durch zahlreiche Drüschchen mit der äußeren in Verbindung. Sie zieht sich am Zungengrund bis zum ersten Kehlkopfdrittel entlang. Beide Gruppen sind verästelt-tubulös und reich an Leucocyten.

Die gut entwickelten Gl. linguales inferiores liegen auf der Zungenunterseite 1–1,2 cm hinter der Spitze und laufen haupt-

Raubvögel.

Vogel	Gl. mandibulares		Gl. linguales		Gl. crico-arytaenoideae	Gl. palatinae		Gl. pterygoideae	Gl. angularis oris
	anteriores	posteriores	inferiores	superiores		maxillares	posteriores		
<i>Spilornis cheela</i> LATH.	◆◆◆		◆◆◆	◆◆◆		◆◆◆		◆◆◆	◆◆◆
<i>Geranoaetus melano-leucus</i> VIEILL.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆		◆◆◆		◆◆◆	◆◆◆
<i>Neophron percnopterus</i> L.	◆◆◆	ext. ◆◆◆ int. ◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆		◆◆◆		◆◆◆	◆◆◆
<i>Aquila vindhiana</i> FRANKL	◆◆◆	ext. ◆◆◆ med. ◆◆◆ int. ◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆		◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆
<i>Bubo virginianus</i> GM.	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆	◆◆◆		◆◆◆		◆◆◆	◆◆◆

sächlich in 2 Längsreihen an den Zungenseiten entlang, auf welche ungefähr 40 Öffnungen entfallen. Die meisten finden sich auf der Oberseite (Fig. 12). Die Drüsen setzen sich auf dem ganzen Zungengrund in kleinerer Gestalt fort. Auf 1 qmm sind durchschnittlich 5 Öffnungen anzutreffen. Ihre Ausläufer begrenzen beiderseitig den oberen Kehlkopf. Die Zungendrüsen sind wie die hinteren Unterkieferdrüsen gebaut.

Die Öffnungen der Gl. maxillares stehen im Abstand von 0,6 cm voneinander (Fig. 13, *mx*). Da, wo die Gaumenhaut einen starken Querwulst bildet, ist jede Drüse am dicksten, nämlich 0,3 mm; hier liegt auch ihre Maximalbreite von 5,5 mm. Jede verzweigt sich nach kurzem Mündungsschlauch in viele große, unregelmäßig gestaltete, weit auseinanderliegende Drüsenlappen. Mit zunehmender Breite nähern sich die Drüsen der Mittellinie, entfernen sich jedoch wieder bis zum Ende an der Choanenspalte.

Die verästelt-tubulösen Drüsen aus den Gl. pterygoideae (Fig. 13, *pt*), welche die gleiche Lage wie bei den genannten Raub-

vögeln haben, sind bezüglich Größe untereinander sehr verschieden. Die kleineren werden von Lymphknoten fast ganz eingeschlossen.

Das Drüsenfeld der Gl. angularis oris (Fig. 13 ao) ist bei *Bubo* sehr ausgedehnt. Es erstreckt sich zu beiden Seiten der Mundwinkelfalte. Seine feinen Öffnungen liegen in gebogenen Reihen, die im Mundwinkel zusammenstoßen, nach den entgegengesetzten Seiten den Übergang zu den Gl. pterygoideae und mandibulares vermitteln. Alle Drüsen sind verästelt-tubulös.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Die Wasser- und Sumpfvögel zeigen bezüglich Speicheldrüsen eine aufsteigende Reihe, nämlich von drüsenlosen Formen bis zu solchen mit reichlich vorhandenen Drüsen. Vögel, welche schlüpfrige Nahrung aufnehmen, besitzen keine oder wenige Speicheldrüsen; die Anzahl der Drüsengruppen nimmt zu mit der Abnahme der Nahrung an Feuchtigkeit.

2. In den Speicheldrüsen der Finken sind seröse Elemente. Bei *Serinus canarius*, *Fringilla linaria* und *spinus*, *Pyrrhula vulgaris* sind sie auf die Ausführungsgänge beschränkt, bei *Passer domesticus*, *Fringilla coelebs* meist zerstreut. Bei *Fringilla spinus*, *Pyrrhula vulgaris* sind die Zellen der Ausführungsgänge gemischt. Bei ihnen scheint eine Anzahl seröser Zellen im Übergang zu mukösen begriffen zu sein. *Fringilla spinus* enthält in den Ausführungsgängen Zellen mit abweichenden Mucin, das von sehr großen, weniger leicht zerfließlichen Granula gebildet wird, dessen häufigste Art der Entleerung die blasenförmige ist.

3. *Turdus merula*, *Certhia familiaris*, *Chelidon urbica*, *Hirundo rustica* bilden einen Schleim mit acidophiler Vorstufe, Mucigen, das in großer Menge oft zu Tropfen zusammenfließt.

4. Die Speicheldrüsen junger und alter Hausschwalben zeigen bedeutende Größenunterschiede. Zur Nestbauzeit schwellen sie an. Im Hungerzustand nimmt die Masse des Secrets ab; bei längerer Hungerperiode stockt auch die Granulabildung.

5. Der vordere Abschnitt der Spechtdrüse unterscheidet sich vom hinteren hauptsächlich durch eine verhältnismäßig geringere Anzahl von Tubuli und typischen Schleimzellen. Die Granula der Spechtdrüse lassen eine deutliche Binnenstruktur, Halbmondkörperbildung, erkennen; ihre Verflüssigung zu Schleim erfolgt durch komplizierte chemische Umwandlungen aus Mucigen zu Mucin.

6. Bei Körnerfressern, Schwalben, Spechten enthalten die Ausführungsgänge sämtlicher Drüsen zelliges Material.

7. Die Raubvögel haben gut entwickelte Speicheldrüsen; zwar fehlen ihnen Gl. cricoarytaenoideae und meistens auch Gl. palatinae posteriores, sie werden durch stark ausgebildete Gl. pterygoideae ersetzt.

Literaturverzeichnis.

- ALTMANN, R. (1894), Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen, 2. Aufl., Leipzig.
- v. BARDELEBEN, K. (1907), Glandula submaxillaris oder Submandibularis oder mandibularis, in: Anat. Anz., Vol. 31, p. 3.
- BARTELS, PH. (1895), Beiträge zur Histologie des Ösophagus der Vögel, in: Z. wiss. Zool., Vol. 59, p. 655—689.
- BATELLI, A. (1890), Delle glandule salivari del Cypselus apus, in: Atti Accad. med.-chir. Perugia, Vol. 2, Fasc. 1, p. 27—35.
- BATELLI, A. e E. GIACOMINI (1889), Struttura istologica delle glandule salivari degli ucelli. Seconda commun., ibid., Vol. 1, Fasc. 3, p. 87—100.
- CHOLODKOWSKY, N. (1892), Zur Kenntnis der Speicheldrüsen der Vögel, in: Zool. Anz., Jg. 15, p. 250—254.
- CUVIER, G. (1805), Leçons d'Anatomie comparée, Vol. 3, p. 220—222, Paris.
- ELLENBERGER und HOFMEISTER (1881), Über die Verdauungssäfte und die Verdauung des Pferdes, in: Arch. wiss. prakt. Tierheilkunde, Vol. 7, 24 S.
- GADOW, H. (1879), Versuch einer vergleichenden Anatomie des Verdauungssystemes der Vögel, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 13, p. 92—171 u. p. 339—403.
- GADOW, H. und E. SELENKA (1891), Die Vögel, in: BRONN, Klass. Ordn. Thier-Reich, Vol. 6, Abt. 4, Leipzig.
- GIACOMINI, E. (1890), Sulle glandule salivari degli ucelli. Ricerche anatomo-embriologiche, in: Monitore zool. Ital., Anno 1, No. 8—10, 34 S.

- GIEBEL, C. (1857), Zur Anatomie der Mauerschwalbe, *Cypselus apus*, nach CHR. L. NITZSCH's Untersuchungen mitgeteilt, in: *Ztschr. ges. Naturw.*, Vol. 10, p. 327—336.
- (1858), Die Zunge der Vögel, *ibid.*, Vol. 11, p. 19—51.
- (1866), Zur Anatomie der Spechte. Aus CHR. L. NITZSCH's handschriftl. Nachlaß mitgeteilt, *ibid.*, Vol. 27, p. 477—485.
- GRESCHIK, E. (1913), Histologische Untersuchungen der Unterkieferdrüse (*Glandula mandibularis*) der Vögel. Ein Beitrag zur Kenntnis der Mucinbildung, in: *Aquila*, Vol. 20, p. 331—374.
- GUIEYESSE-PELLISIER, A. (1912), Double coloration du mucus des cellules caliciformes par le vert lumière et le mucicarmin, in: *CR. Soc. Biol. Paris*, Vol. 72, p. 910—912.
- HEBOLD, O. (1879), Ein Beitrag zu der Lehre von der Sekretion und Regeneration der Schleimzellen, *Inaug.-Diss.* Bonn, 32 S.
- HEIDENHAIN, M. (1907), Plasma und Zelle, *Abt. 1*, p. 327—405, Jena.
- HEIDENHAIN, R. (1868), Beiträge zur Lehre von der Speichelabsonderung, in: *Studien physiol. Instit.* Breslau, Heft 4, 251 S.
- (1880), Physiologie der Absonderungsvorgänge, in: L. HERRMANN, *Handb. Physiol.*, Vol. 5, p. 1—420.
- HEIDRICH, K. (1908), Die Mundschlundkopfhöhle der Vögel und ihre Drüsen, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 37, p. 10—69.
- HÖLTING, H. (1912), Über den mikroskopischen Bau der Speicheldrüsen einiger Vögel, *Inaug.-Diss.* Gießen, 39 S., Hannover.
- HOYER, H. (1890), Über den Nachweis des Mucins in Geweben mittels der Färbemethode, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 36, p. 310—374.
- V. KÖLLIKER, A. (1902), *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, Vol. 3 (von V. v. EBNER), 6. Aufl., p. 2—68, Leipzig.
- KOLOSSOW, A. (1898), Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes besonders der Drüsenepithelien und die erhaltenen Resultate, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 52, p. 1—143.
- KRAUSE, R. (1895), Zur Histologie der Speicheldrüsen des Igels, *ibid.*, Vol. 45, p. 93—133.
- (1897), Beiträge zur Histologie der Speicheldrüsen. Die Bedeutung der GIANNUZZI'schen Halbmonde, *ibid.*, Vol. 49, p. 707—769.
- LANGLEY, J. N. (1879—1880), On the changes in serous glands during secretion, in: *Journ. Physiol.*, Vol. 2, p. 261—280.
- LEIBER, A. (1907), Vergleichende Anatomie der Spechtzunge, in: *Zoologica*, Vol. 22.
- LEYDIG, F. (1857), *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere*. Frankfurt a. M.
- LÖWENTHAL, N. (1894), Zur Kenntnis der *glandula submaxillaris* einiger Säugetiere, in: *Anat. Anz.*, Vol. 9, p. 223—229.

- LUDWIG-FERDINAND, Kgl. Prinz von Bayern (1884a), Zur Anatomie der Zunge. Eine vergleich.-anatom. Studie, 108 S., München.
- (1884b), Über Endorgane der sensiblen Nerven in der Zunge der Spechte, in: SB. Akad. Wiss. München, Vol. 14, p. 183—192.
- MARSHALL, W. (1895), Der Bau der Vögel, p. 267—270, Leipzig.
- MAXIMOW, A. (1901), Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 58, p. 1—134.
- MAYER, P. (1896), Über Schleimfärbung, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 12, p. 303—330.
- MECKEL, J. F. (1829), System der vergleichenden Anatomie, Theil 4, Halle.
- METZNER, R. (1910), Beiträge zur Morphologie und Physiologie einiger Entwicklungsstadien der Speicheldrüsen karnivorer Haustiere, vornehmlich der Katze, in: Verh. naturf. Ges. Basel, Vol. 20, p. 38—54.
- MICHALOVSKY, J. (1909), Zur Frage über funktionelle Änderungen in den Zellen des Drüsenmagens bei Vögeln, in: Anat. Anz., Vol. 34, p. 257—275.
- MILNE-EDWARDS, H. (1860), Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, Vol. 6, Paris.
- MISLAVSKY, A. N. (1909), Zur Lehre von der sogenannten blasenförmigen Sekretion, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 73, p. 681—697.
- MÜLLER, E. (1896), Drüsenstudien I. Die serösen Speicheldrüsen, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt., p. 305—323.
- (1898), Drüsenstudien II, in: Z. wiss. Zool., Vol. 64, p. 624—647.
- NICOGLU, PH. (1893), Über die Hautdrüsen der Amphibien, *ibid.*, Vol. 56, p. 409—487.
- NITZSCH, CHR. L. (1862), Anatomische Notizen über die Papageien. — Über die Familie der Passerinen. Ornithologische Beobachtungen mitgeteilt von C. GIEBEL, in: Ztschr. ges. Naturw., Vol. 19, p. 402.
- OPPEL, A. (1900), Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, Teil 3, p. 486—741, Jena.
- OWEN, R. (1868), On the anatomy of Vertebrates, Vol. 2. Birds and Mammals, London.
- PAULSEN, E. (1886), Bemerkungen über Sekretion und Bau der Schleimdrüsen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 28, p. 413—415.
- PILLIET, A. H. (1893), On the salivary apparatus of birds, in: Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 12, p. 473—476.
- RANVIER, L. (1884), Les membranes muqueuses et le système glandulaire, in: Journ. Microgr., Vol. 8, p. 194—200.
- REICHEL, P. (1882), Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbeltiere, in: Morphol. Jahrb., Vol. 8, p. 1—72 (Inaug.-Diss. Breslau).
- SCHAFFER, J. (1908), Zur Histologie der Unterkieferdrüsen bei Insektivoren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 89, p. 1—27.

- SCHIEFFERDECKER, P. (1884), Zur Kenntnis des Baues der Schleimdrüsen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 23, p. 382—412.
- SCHMIDT, C. (1882), Über Kernveränderungen in den Sekretionszellen, Inaug.-Diss. Breslau.
- SEEGEN, J. und KRATSCHMER (1877), Beitrag zur Kenntnis der saccharifizierenden Fermente, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 14, p. 593—605.
- SEIDENMANN, M. (1893), Beitrag zur Mikrophysiologie der Schleimdrüsen, in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., Vol. 10, p. 599—613.
- V. SIEBOLD und STANNIUS (1846), Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Teil 2. Wirbeltiere von STANNIUS, p. 297—298, Berlin.
- STÖHR, PH. (1910), Lehrbuch der Histologie, 14. Aufl., p. 68—73 u. p. 243—248, Jena.
- TASCHENBERG, O. (1905), Der Bau des Vogelkörpers, in: NAUMANN, Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, Vol. 1, p. 47, Gera-Untermhaus.
- TIEDEMANN, FR. (1810), Anatomie und Naturgeschichte der Vögel, Vol. 1, Heidelberg.
- VOGT, C. und E. YUNG (1884), Lehrbuch der praktischen und vergleichenden Anatomie, Vol. 2, Braunschweig.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 38.

Fig. 1. *Anas domestica* L. Unterschnabel. 3:4.

Fig. 2. *Anas domestica* L. Zunge, seitlich. 3:4.

Fig. 3. *Anas domestica* L. Zunge mit Unterschnabel. 3:4.

Fig. 4. *Anas domestica* L. Oberschnabel. 3:4.

Fig. 5. *Casarca casarca* L. Kopf. 3:4.

Fig. 6. *Chelidon urbica* L. Lebendfrische Zelle mit Granula aus der Gl. mandibularis externa, mit Pilokarpin injiziert. 2100:1. Mit dem ABBE'schen Zeichenapparat gezeichnet.

Fig. 7. *Chelidon urbica* L. Querschnitt durch die Gl. mandibularis externa. 107:1. Mit dem ABBE'schen Zeichenapparat gezeichnet.

Fig. 8. *Dendrocopus maior* L. Kopf. 4:5.

Fig. 9. *Dryocopus martius* L. Kopf. 4:5.

Fig. 10. *Picus viridis* L. Kopf. 4:5.

Fig. 11. *Bubo virginianus* GM. Unterschnabel. 3:4.

Fig. 12. *Bubo virginianus* GM. Zunge mit einem Teil des Unterschnabels. 3:4.

Fig. 13. *Bubo virginianus* GM. Oberschnabel. 3:4.

Tafel 39.

Fig. 14—42 mit dem ABBE'schen Zeichenapparat gezeichnet.

Fig. 14. *Parus cristatus* L. Schleimzellen aus der Gl. mandibularis externa. 1600:1.

Fig. 15. *Parus cristatus* L. Schleimzellen aus der Gl. mandibularis externa. Lichtgrün-Mucikarmin. 1100:1.

Fig. 16 u. 17. *Fringilla spinus* L. Seröse Zellen aus der Gl. angularis oris, Ausführungsgang. Eisenhämatoxylin. 2100 : 1.

Fig. 18. *Fringilla spinus* L. Seröse Zelle aus der Gl. mandibularis externa, Ausführungsgang. Eisenhämatoxylin-Rubin. 2100 : 1.

Fig. 19. *Fringilla spinus* L. Seröse Zellen aus der Gl. angularis oris, Ausführungsgang. Lichtgrün. 1800 : 1.

Fig. 20. *Passer domesticus* L. Zwei Schleimzellen, eine seröse Zelle aus der Gl. angularis oris. Thionin-Eosin. 1800 : 1.

Fig. 21—26. *Fringilla spinus* L. Gemischte Drüsenzellen aus der Gl. angularis oris, Ausführungsgang. Lichtgrün-Mucikarmin. 1800 : 1.

Fig. 27. *Fringilla spinus* L. Übergang vom serösen zum mukösen Typus, Gl. angularis oris. Lichtgrün-Mucikarmin. 1800 : 1.

Fig. 28—38. *Fringilla spinus* L. Abweichende Schleimzellen. Eisenhämatoxylin-Rubin. 2100 : 1.

Fig. 28. Gl. angularis oris.

Fig. 29. Gl. mandibularis externa.

Fig. 30 u. 31. Gl. angularis oris.

Fig. 32. Gl. mandibularis externa.

Fig. 33—35. Gl. angularis oris.

Fig. 36 u. 37. Gl. mandibularis externa.

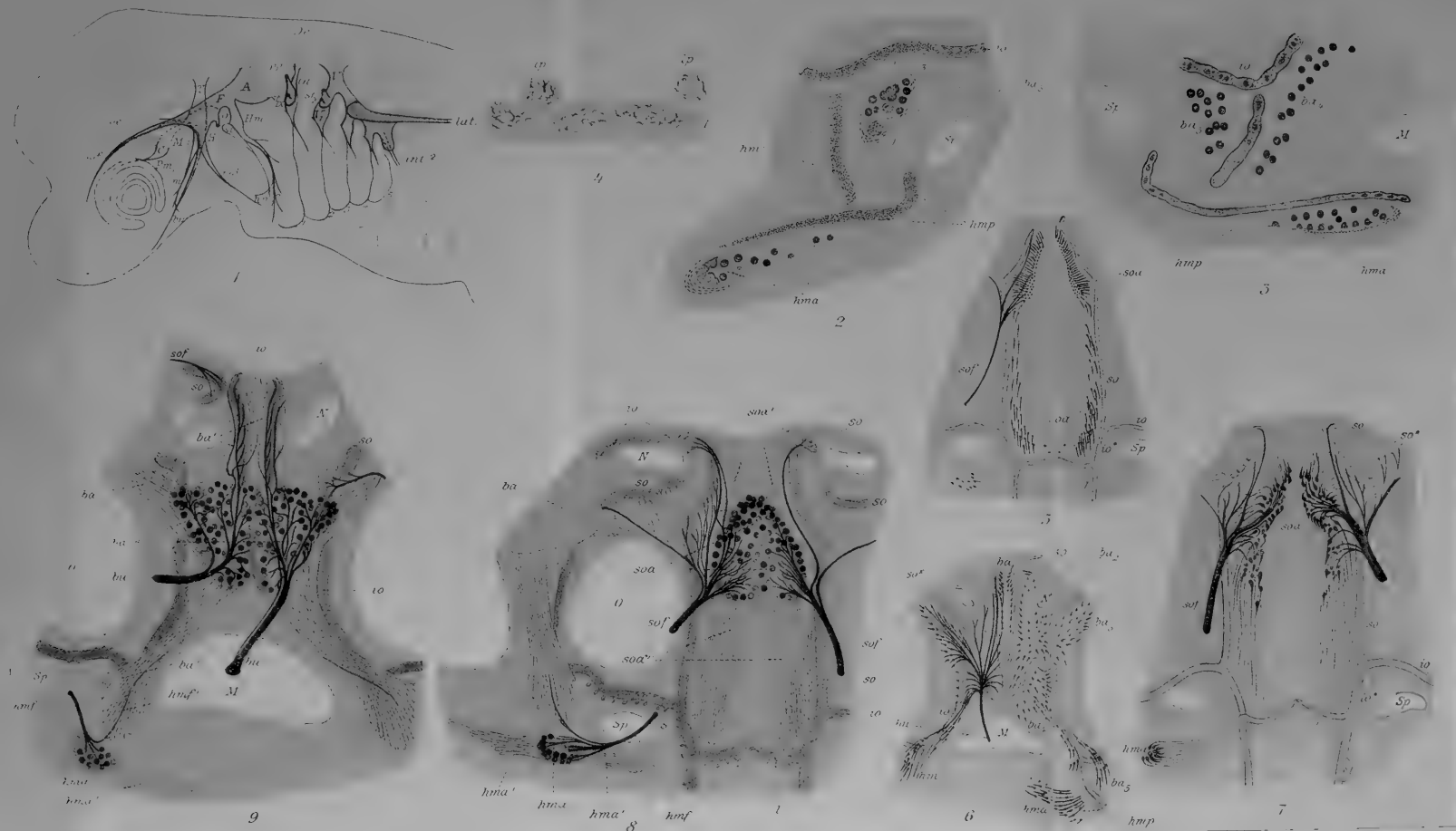
Fig. 38. Gl. angularis oris.

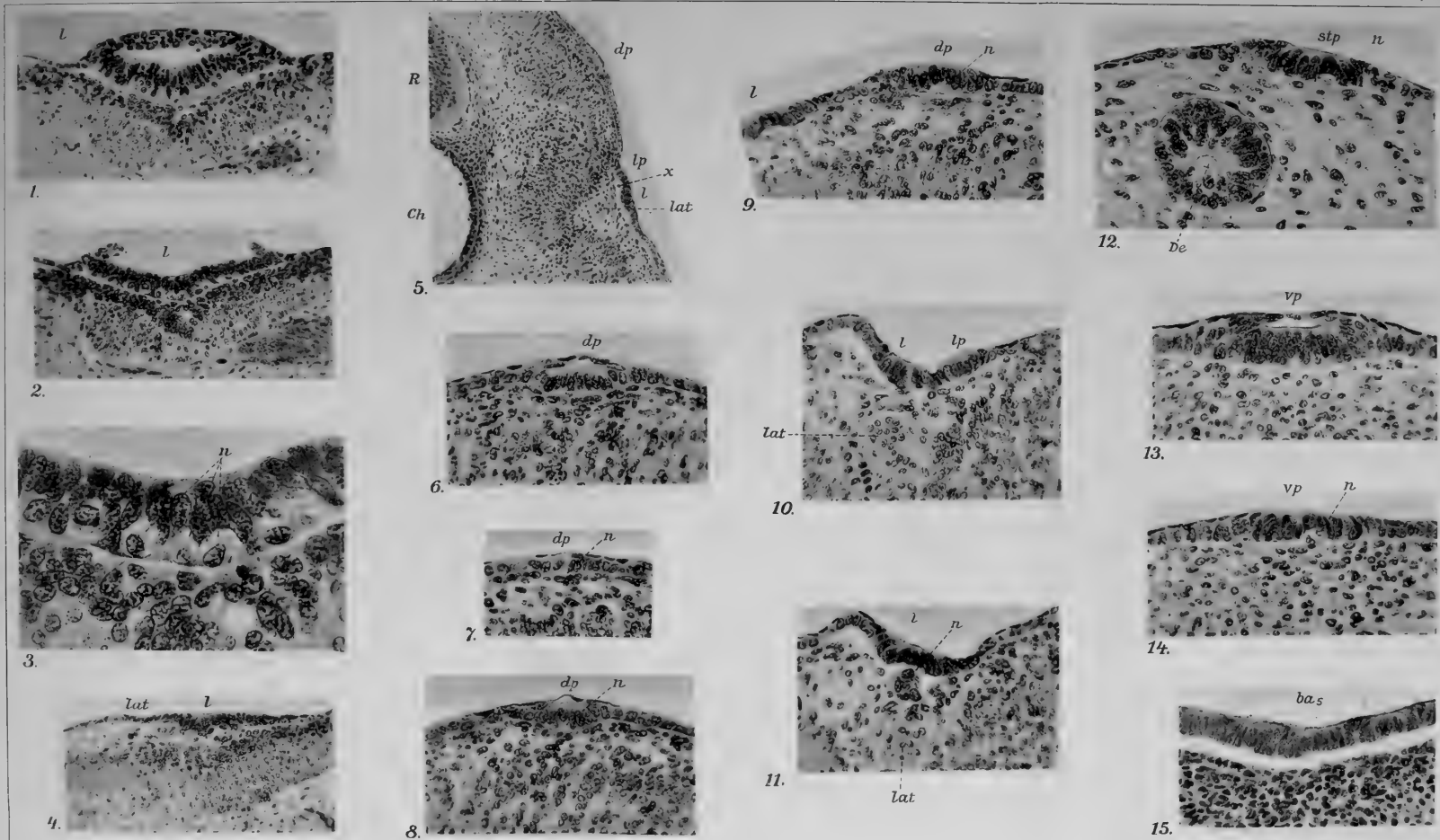
Fig. 39. *Dendrocopus major* L. Querschnitte zweier Tubuli aus der Gl. picorum. a Tubulus des vorderen, b des hinteren Abschnitts. Thionin-Eosin. 1200 : 1.

Fig. 40. *Dendrocopus major* L. Gl. picorum, hinterer Abschnitt, Entwicklung der Granula mit Halbmondstruktur. Lichtgrün-Mucikarmin. 5600 : 1.

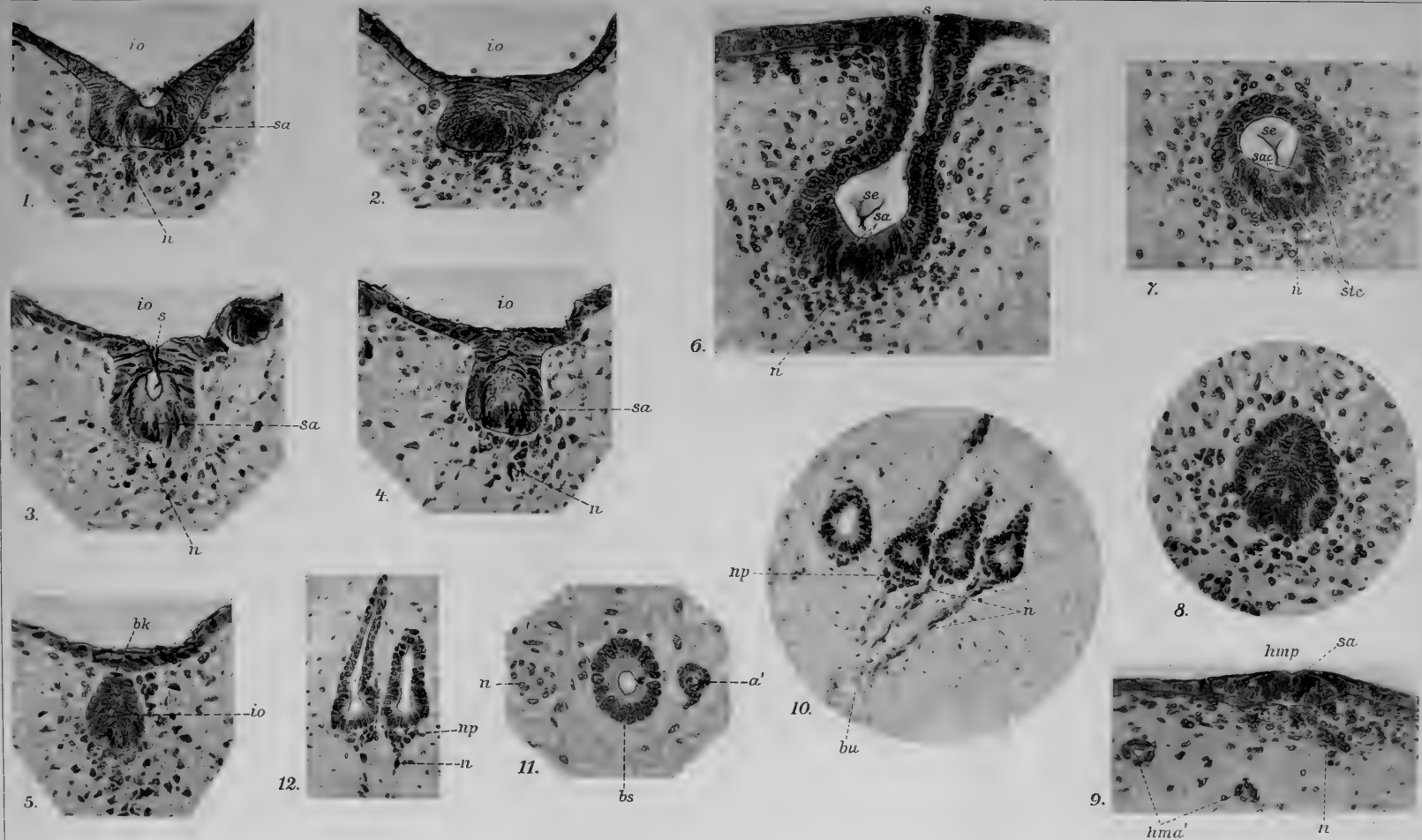
Fig. 41. *Dendrocopus major* L. Schleimzellen aus dem hinteren Abschnitt der Gl. picorum. Lichtgrün-Mucikarmin. 1200 : 1.

Fig. 42. *Dendrocopus major* L. Secret aus einem Ausführungsgang des hinteren Abschnitts der Gl. picorum. Lichtgrün-Mucikarmin. 1200 : 1.

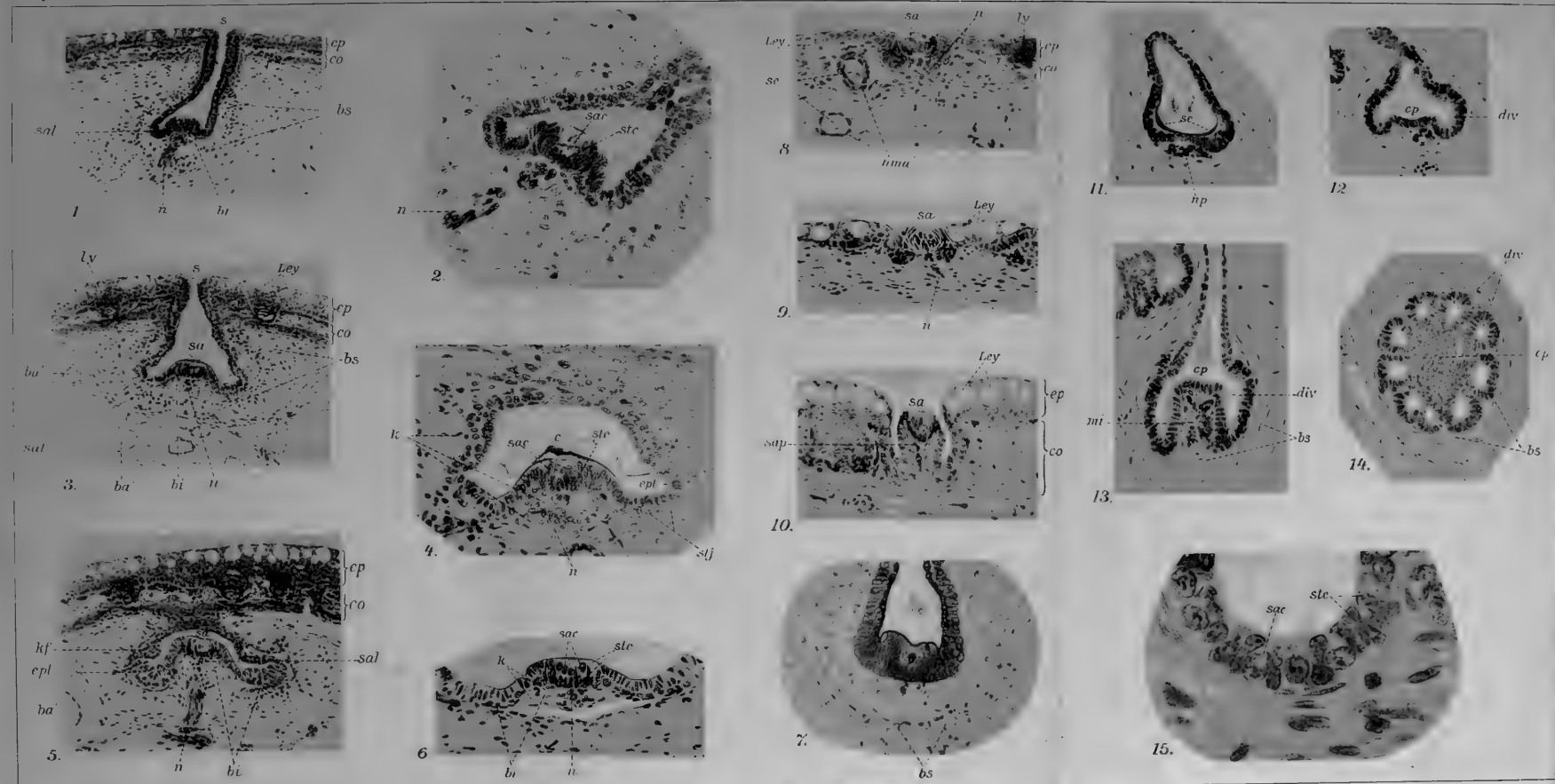








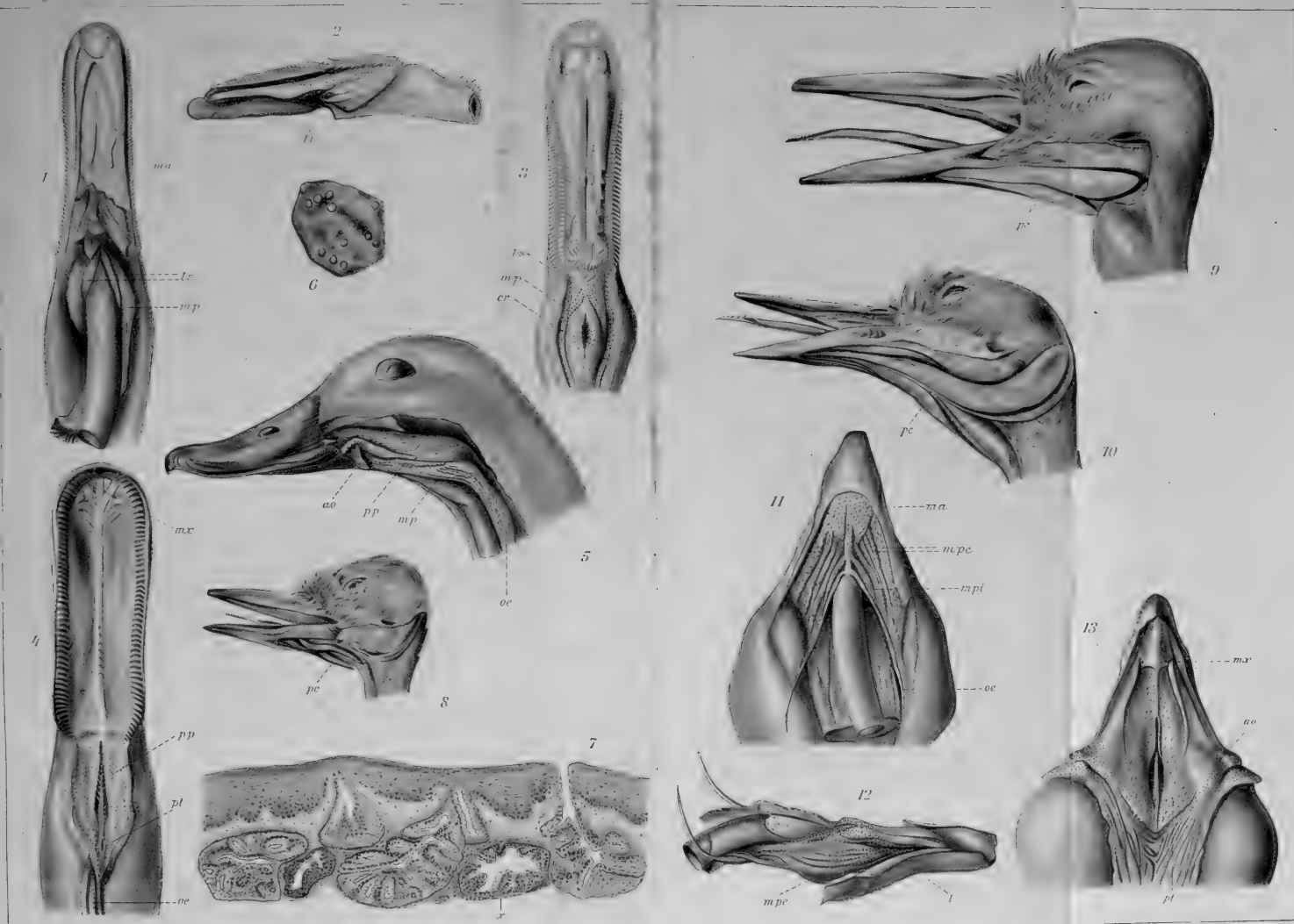


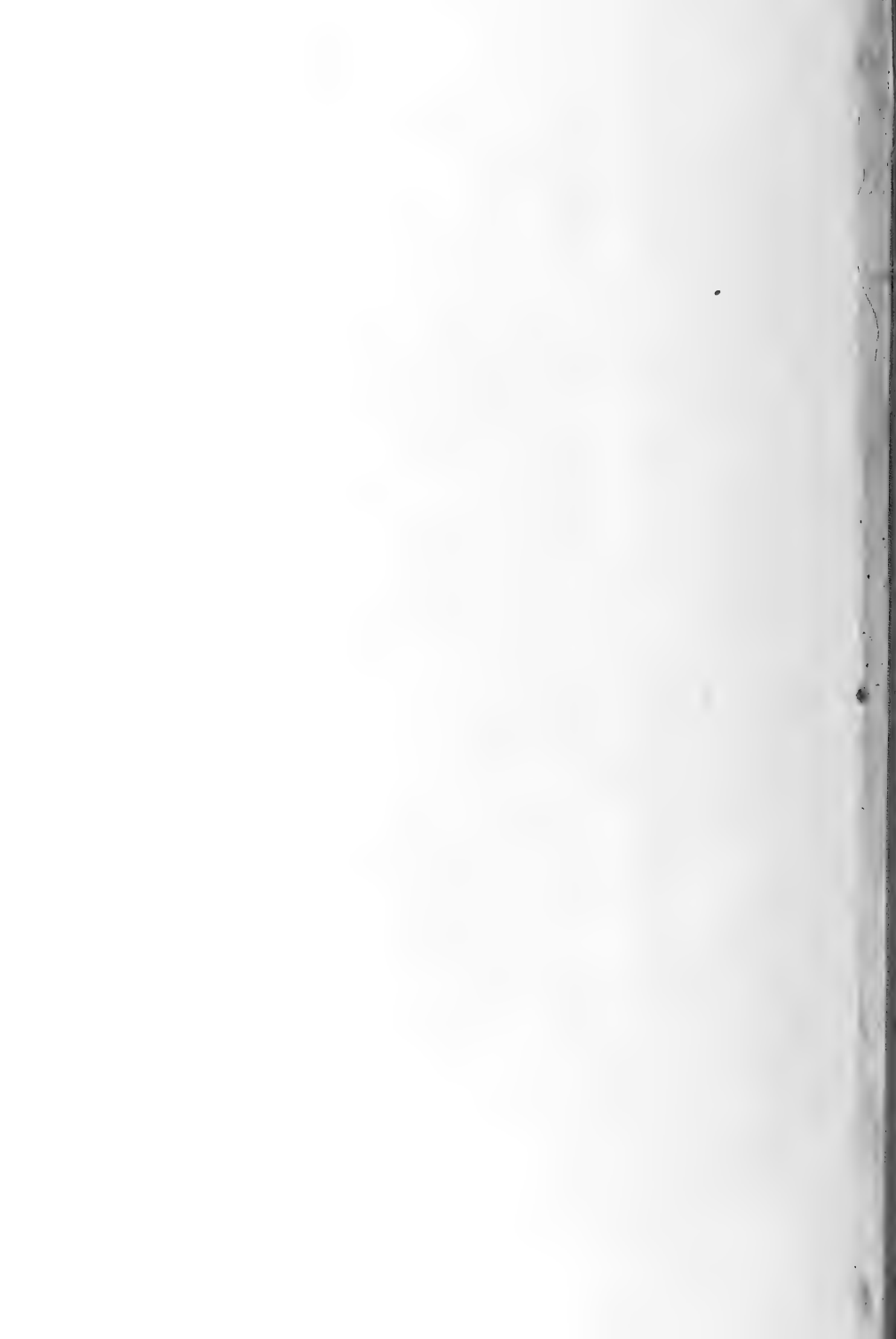


G. Rund phot.

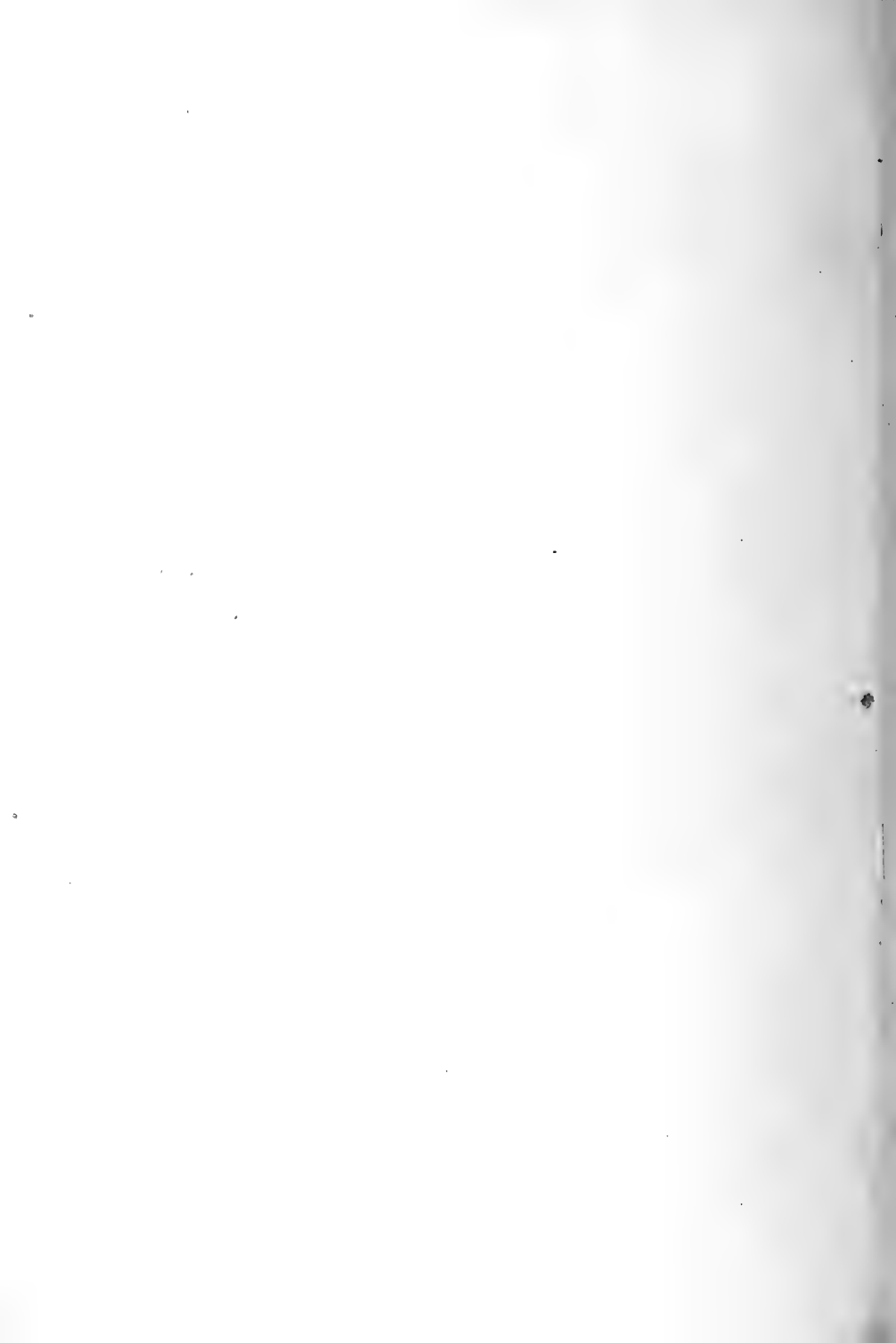
J. B. Obermayer München repr.











ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG FÜR ANATOMIE UND ONTOGENIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

BAND 41. HEFT 1

MIT 9 TAFELN UND 32 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1919

Die „Zoologischen Jahrbücher“ (Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere) erscheinen in zwangloser Folge. Je vier Hefte bilden einen Band.
Der Preis wird für jedes Heft einzeln bestimmt.

Inhalt.		Abt. Anat. Bd. 41. 1.
		Seite
JEFFERIS, E., Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. X. Mit		
Tafel 1-9 und 32 Abbildungen im Text	1	1

DIE DEUTSCHE LEIHBÜCHEREI
 Berlin W. 35

liefert leihweise alle gewünschten Zeitschriften, wissenschaftlichen Neuer-
 scheinungen und älteren Werke sowie größere Handbibliotheken allerorten
 unter vorteilhaften Bedingungen. Prospekte auf Wunsch.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der Flug der Insekten und Vögel eine Gegenüberstellung.
 Von **Reinh. Demoll.**
 Privat-Professor an der Universität München. Mit 18 Abbildungen im Text und
 1 Tafel. Preis 1 Mark 75 Pf.

Leitfaden für das zoologische Praktikum. Von **Dr. Winy**
Ruhenthal. Privat-Professor der Zoologie und Vergleichenden Anatomie an der
 Universität München. Mit 18 Abbildungen im Text und 1 Tafel. Preis 1 Mark 75 Pf.

Der Verfasser hat sich die Aufgabe gestellt, einen Leitfaden für das zoologische Praktikum zu schreiben, der den Studierenden eine Übersicht über die zoologische Wissenschaft gibt und die wichtigsten Tatsachen der Zoologie zusammenfaßt. Der Leitfaden ist in drei Teile gegliedert: I. Allgemeine Zoologie, II. Spezielle Zoologie, III. Vergleichende Anatomie. Der erste Teil behandelt die allgemeine Zoologie, die zweite Teil die spezielle Zoologie, die dritte Teil die vergleichende Anatomie. Der Leitfaden ist so eingerichtet, daß er sowohl als Leitfaden für das Praktikum, als auch als Lehrbuch für die Zoologie dienen kann.

Physiologische Optik. Für Naturwissenschaftler. Von **Dr.**
W. E. Pauli. Privat-Professor an der Univ.
 München. Mit 18 Abbildungen im Text und 1 Tafel. Preis 1 Mark 75 Pf.

Die Physiologische Optik ist ein Teil der Physiologie, der sich mit der Untersuchung der optischen Vorgänge im Auge und im Gehirn beschäftigt. Der Verfasser hat sich die Aufgabe gestellt, die wichtigsten Tatsachen der Physiologischen Optik zusammenzufassen und sie in einer verständlichen Weise darzustellen. Der Buch ist in drei Teile gegliedert: I. Allgemeine Physiologische Optik, II. Spezielle Physiologische Optik, III. Vergleichende Physiologische Optik. Der erste Teil behandelt die allgemeine Physiologische Optik, die zweite Teil die spezielle Physiologische Optik, die dritte Teil die vergleichende Physiologische Optik. Der Buch ist so eingerichtet, daß er sowohl als Leitfaden für das Praktikum, als auch als Lehrbuch für die Physiologische Optik dienen kann.

Sachkenntnis und Kritik

Vererbung und Auslese.

Grundriß der Gesellschaftsbiologie und der Lehre vom Rassedienst.

Für Rassehygieniker, Bevölkerungspolitiker, Ärzte, Anthropologen, Soziologen, Erzieher, Kriminalisten, höhere Verwaltungsbeamte und politische Interessenten, einschließlich aller anderen

Von

Dr. Wilhelm Schallmayer.

Dritte, durchweg umgearbeitete und vermehrte Auflage.

(XVI, 536 S., gr. 8^o) 1918.

Preis: 15 Mk., geb. 19 Mk.

Inhalt: Vorwort. — I. Abschnitt. Biologische Vererbung und Erblichkeitsverhältnisse. 1. Die Vererbung. 2. Die Auslese. 3. Die Vererbung und die Auslese. 4. Die Vererbung und die Auslese. 5. Die Vererbung und die Auslese. 6. Die Vererbung und die Auslese. 7. Die Vererbung und die Auslese. 8. Die Vererbung und die Auslese. 9. Die Vererbung und die Auslese. 10. Die Vererbung und die Auslese. — II. Abschnitt. Ziel und Wege des Rassedienstes. — 1. Die Vererbung und die Auslese. 2. Die Vererbung und die Auslese. 3. Die Vererbung und die Auslese. 4. Die Vererbung und die Auslese. 5. Die Vererbung und die Auslese. 6. Die Vererbung und die Auslese. 7. Die Vererbung und die Auslese. 8. Die Vererbung und die Auslese. 9. Die Vererbung und die Auslese. 10. Die Vererbung und die Auslese. — Literaturverzeichnis. — Autorengregister. — Sachregister. — Liste übersetzer Druckfehler.

Nach einer Einführung im biologischen Gebiet wird zunächst ein grundrissartiges und dabei gemeinverständlich Darstellung des heutigen Standes der Vererbungslehre, welche eine eingehende Untersuchung der spezifischen biologischen Grundlagen, welche der Verfasser in einer ausführlichen kulturgeschichtlichen und sozialbiologischen Abhandlung auseinandersetzt, warum Rassedienst unabwieslich notwendig geworden ist. Dann folgt eine Untersuchung der Ursachen der festgestellten Tatsachen eines biologischen Niedergangs von Kultur- und Naturvölkern und andererseits der Ursachen, warum das älteste lebende Kulturvolk diesem Los entging. Im zweiten Hauptteil, der vom Ziel und den Wegen des Rassedienstes handelt, ist die quantitative Bevölkerungspolitik ausführlicher als vordem behandelt, besonders aber unterscheiden sich die neue Auflage von der vorigen durch starke Betonung des Programms der eigentlichen Rassenhygiene, der Volkseugenik, die ungeduldetes Wachstum gezeigt hat. Durch gründliche Umarbeitung und strengste Zusammenfassung des Alters wurde Raum für das Neue gewonnen. So ist ein zweites Buch entstanden.

Die Vererbungslehre in der Biologie und in der Soziologie

ein Lehrbuch der naturwissenschaftlichen Vererbungslehre und ihre Anwendung auf die kulturgeschichtliche, biologische und soziale Vererbung und die Vererbung

zugleich zweite Auflage des Schrifts. 1918.

Die Vererbungslehre in der Biologie und in der Soziologie

Zehnter (Schluß-)Teil des Sammelwerkes „Natur und Staat“.

Von

Dr. phil. Heinrich Ernst Ziegler.

Prof. der Zoologie an der kgl. Techn. Hochschule in Stuttgart
mit 144 Figuren in Text und 8 zum Teil farbige Tafeln. — XV, 495 S., gr. 8^o. 1918.

Mit 144 Figuren in Text und 8 zum Teil farbige Tafeln. — XV, 495 S., gr. 8^o. 1918.

Preis: 20 Mark, geb. 24 Mark 50 Pf.

Inhalt: 1. Die Chromosomentheorie der Vererbung. 2. Die Lehre von den Kreuzungen. 3. Die Variabilität. 4. Die Vererbung beim Menschen. 5. Die natürliche Ungleichheit der Menschen. 6. Die soziale Ungleichheit. 7. Der Ursprung der Familie und des Staates. 8. Der Parlamentarismus.

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL

IN GIESSEN

BAND 11. HEFT 2

MIT 10 TAFELN UND 1 ABBILDUNG IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1919

Die „Zoologischen Jahrbücher“ (Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere) erscheinen in zwangloser Folge. Je vier Hefte bilden einen Band. Der Preis wird für jedes Heft einzeln bestimmt.

Inhalt.

Abt. f. Anat., Bd. 41, 2.

	Seite
WERNICK, WALTER, Über die Eibildung der Ascidien. Mit Tafel 10—12.	113
KREMER, Die Flügeldecken der Coleopteren. Mit Tafel 13—19 und 1 Abbildung im Text	175

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Neuerscheinungen.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition

auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898—1899.

Im Auftrage des Reichsamtes des Innern

Im Auftrag der k. k. Reichsanstalt

Carl Chun,

Professor der Zoologie in Leipzig, Leiter der Expedition

und nach seinem Tode fortgesetzt von

A. Brauer, E. Vanhöffen und C. Apstein.

Berlin

Dreizehnter Band, zweiter Teil:

Gorgonaria.

Von **Willy Küenthal.**

Erste Hälfte. Systematischer Teil.

Mit 19 zum Teil farbigen Tafeln und 29 Abbildungen im Text

[VIII, 646 S., gr. Fol. 1919. Preis: kart. 272 Mark.

Die neue Lieferung des großen Werkes ist trotz aller Erschwernissen während der Kriegszeit fertiggestellt worden und schließt sich in ihrer Ausstattung vollkommen den früheren Lieferungen an. Der Band wird auch für viele von Interesse sein, die nicht zu den Abnehmern des ganzen Werkes gehören.

Idealistische Morphologie und Phylogenetik

(zur Methodik der systematischen Morphologie). Von Dr. **Adolf Naeff**, Privatdozent für Zoologie an der Universität Zürich. Mit 4 Figuren im Text. [VI, 74 S., gr. 8^o. 1919.

Preis: 3 Mark.

Den Verfasser kennzeichnet das Bemühen, sachliche und logische Fundamente der biologischen Wissenschaften aus der Verschuttung auszugraben, in die sie infolge ungeheurer Materialanhäufung durch die moderne Forschung geraten sind, und daran im Sinne einer gedanklichen Beherrschung des gegebenen Stoffes weiterzubauen. Hier soll die historische Richtung der neueren Biologie mit der begrifflich-systematischen (idealistischen) der älteren organisch verknüpft und darauf begründet werden. Die Schrift wendet sich an alle für Fragen der theoretischen Biologie interessierten Kreise, insbesondere an die Systematiker, Embryologen und vergleichenden Anatomen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie, von

Prof. im Zoologie Dr. **Jul. Schaxel**, Vorstand der Anstalt für experimentelle Biologie an der Universität Jena. 1919. Preis 10 Mark.

Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Von Dr. **Julius Schaxel**, a.o. Professor für Zoologie an der Universität Jena. Mit 48 Abbildungen im Text. VII, 226 S.

[illegible]

Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N. F., Band 14, 1915.

Zentralblatt für Biochemie und Biophysik, Band 18, 1916:

Ueber den Mechanismus der Vererbung. Von Dr. Julius Schaxel, a. o. Prof. für Zoologie an der Universität Jena. 31 S., gr. 8°. 1916.

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Band XLN, Heft 1/2

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

BAND 41, HEFT 3

MIT 14 TAFELN UND 31 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1919

Die „Zoologischen Jahrbücher“ (Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere) erscheinen in zwangloser Folge. Je vier Hefte bilden einen Band. Der Preis wird für jedes Heft einzeln bestimmt.

Inhalt.

(Abt. f. Anat., Bd. 41, 3)
Seite

Eggers, Friedrich, Das thoracale bitympanale Organ einer Gruppe der Lepidoptera Heterocera. Mit Tafel 20—24 und 6 Abbildungen im Text	273
Beck, H., Die Entwicklung des Flügelgeäders bei <i>Phyllodromia (Blatta) germanica</i> L. Mit Tafel 25 und 25 Abbildungen im Text	377
Ast, Friedrich, Über den feineren Bau der Facettenaugen bei Neuropteren. Mit Tafel 26—33	411

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Soeben erschienen:

Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei den Pflanzen und Tieren.

Von

Prof. Dr. Franz Doflein,
Breslau.

Mit 32 Abbildungen im Text und 1 Tafel. (V. 120 S. gr. 8^o.)

Preis: 8 Mark.

Inhalt: 1. Das Problem des Todes. — 2. Der Tod in einem bestimmten Stadium des Lebens (Subitand). — 3. Der Alterstod. — 4. Das Problem des Alterns und des Todes bei den Einzelligen. — 5. Der Partialtod. — 6. Der Tod infolge unharmonischer Organisation. — 7. Potentielle Unsterblichkeit der Gewebezellen (Teilung und Knospung bei Vielzelligen. Differenzierung der Keim- und Somazellen. Regeneration und Differenzierung. Gewebekulturen und Unsterblichkeitsproblem. Bedeutung der Geschwülste und Gallen für das Unsterblichkeitsproblem). — 8. Endergebnis. — Literaturverzeichnis.

Die Form, in der der bekannte Biologe das Problem hier, ohne die ganze große Literatur darüber zu berücksichtigen, aufrollt, wird starke Anregung zu seiner Diskussion liefern und den Fortschritt fördern. Der Verfasser war bestrebt, die wichtigsten Gesichtspunkte, welche diese großen Fragen angehen, zu erörtern und suchte hauptsächlich durch eine möglichst tief eindringende Analyse der Erscheinungen und der sie darstellenden Beobachtungen ihre Erkenntnis zu erweitern.

Die Abhandlung wird dazu beitragen, daß das größte Problem der Biologie erneut in Angriff genommen und der Klärung entgegengeführt wird. Sie ist somit für alle irgendwie biologisch interessierten Kreise von ganz außerordentlicher Bedeutung.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift

Begründet von H. Potonié

Herausgegeben von Prof. Dr. H. Mische in Berlin

Preis: Für das Halbjahr (Januar – Juni und Juli – Dezember) Mark 12. –

1920 + Band 35

Nach den Studienjahren mit ihren reichen Bildungsmöglichkeiten und starken und vielfältigen Anregungen sieht sich mancher in einen Kreis versetzt, der ihm auf naturwissenschaftlichen Gebieten im allgemeinen nur ungenügende Anregungen zu bieten vermag. Gleichwohl fühlt er das Bedürfnis, die Verbindung mit den Wissenschaften nicht zu lösen, sondern auch weiterhin an ihren Fortschritten und neuen Ideen teilzunehmen und so sich jene geistige Selbständigkeit und Frische zu bewahren, die zur Vertiefung und Belebung seiner gegenwärtigen Tätigkeit nötig ist. Insbesondere werden die aus dem Felde zurückgekehrten jungen und älteren Freunde der Naturwissenschaften den Wunsch hegen, sich in die geistige Welt zurückzufinden, ihre früheren Interessen wieder zu beleben, neue Kenntnisse zu erwerben und alte wieder aufzufrischen.

Ein sehr geeignetes Hilfsmittel dazu ist eine Zeitschrift, die den großen Kreis der naturwissenschaftlich Gebildeten und Interessierten mit den Naturwissenschaften in steter und enger Berührung hält. Dieses Ziel verfolgt die

Naturwissenschaftliche Wochenschrift

die eine Übersicht über die wichtigsten Erscheinungen und Bewegungen auf dem Gebiete der Naturwissenschaften zu geben versucht und sich in diesem Bestreben der tätigen Unterstützung zahlreicher, mitten im wissenschaftlichen Leben stehender Mitarbeiter erfreut.

Sie bringt **Originalaufsätze** über aktuelle oder allgemein interessante Gegenstände, die oft mit lehrreichen Bildern versehen sind, berichtet fortlaufend über bedeutungsvolle neuere Arbeiten in den einzelnen Zweigen der Naturwissenschaften, berätet den Leser durch sorgfältige und kritische Besprechungen neuerschienener naturwissenschaftlicher Bücher und gibt ihm Gelegenheit, Auskunft über wissenschaftliche Fragen zu erhalten oder selber Anregungen und Beobachtungen mitzuteilen.

Um eine Vorstellung von dem Inhalt zu geben, sei hier ein Auszug aus den Veröffentlichungen der letzten Jahre angefügt.

Original-Artikel:

Neuere Untersuchungen über das Gehirn der Insekten. Von Dr. L. Bretschneider. Mit 18 Abbild.

Die Anzahl der diffusalen Vereisungen Nord-europas. Von Prof. Dr. Edw. Hennig.
Über Domestikationsmerkmale beim Menschen. Von Prof. Dr. R. Martin.

Über das Gel der Kieselsäure. Von Prof. Dr. W. Schott. Mit 3 Abbild.

Der Sexualakt bei den höheren Pilzen. Von Dr. W. Nienburg. Mit 1 Abbild.

Rückblick auf die Getreidenahrung seit den Ur-

zeiten und unser tägliches Brot. Von Prof. Dr. A. Menger.

Parthenogenese bei Infusorien. Von Dr. H. Siedel. Mit 1 Abbild.

Auf den Höhen des Kilimandscharo. Von Dr. O. S. J. J. J.

Beitrag zum Problem des Vitalismus. Von Dr. J. J. J. J.

Ein Vergleich der Einzelligen mit den Metazoen. Von Dr. J. J. J. J.

Künstliche Geruchsspuren bei Ameisen. Von Dr. J. J. J. J.

- Die Zitronen und Orangen in Geschichte und Kunst. Von Prof. Dr. S. Killermann. Mit 4 Abb.
- Die Chromatophorenfarbstoffe der Pflanzen. Von Dr. H. Kallia.
- Das periodische System und die Radioelemente. Von Dr. K. Schütt.
- Kristallisationskraft und lineare Kraft wachsender Kristalle. Von Prof. Dr. F. Suß.
- Das Problem des Generationswechsels bei den Florideen. Von Dr. N. Svedelius. Mit 14 Abb.
- Die Sivalik-Primaten und der Stammbaum des Menschen. Von Prof. Dr. K. Martin. Mit 4 Abb.
- Einige vergleichende tier- und menschenphysiologische Skizzen. Von Prof. Dr. F. Machä. Mit 8 Abbild.
- Die Aufrufe. Von Dr. K. Marcus. Mit 2 Abbild.
- Ergebnisse von Grundwasserfeststellungen mittels der Wünschelrute. Von Dr. O. v. Linstow.
- Die Verteilung von Land und Meer auf der Erde. Von Prof. Dr. Riem.
- Über Pseudo-Tierpsychologie. Von Dr. W. Neumann.
- Neuere Arbeiten über die Erosion des fließenden Wassers. Von Prof. Dr. W. Halbfab.
- Das Flugvermögen des Archaeopteryx. Von Dr. E. Stollwage. Mit 1 Abbild.
- Das vom Leben der Hefezeile. Von Dr. A. Lipschütz.
- Vergleichende Beobachtungen an den Eiern und Larven des Menschenflohs, der Kleiderlaus und der Bettwanze. Von Prof. Dr. A. Hase. Mit 26 Abbild.
- Über den Kathodenstrahlendurchgang durch Materie. Von Prof. Dr. A. Becker. Mit 3 Abbild.
- Das Stickstoffproblem und seine Lösungen. Von Prof. Dr. A. Cohn.
- Die Pilzverderben der letzten Jahre. Von Prof. Dr. O. Dittich.
- Faradays Stellung in der Geschichte der Physik. Von Dr. V. Engelhardt. Mit 2 Abbild.
- Zum Problem der Wünschelrute. Von Prof. Dr. Edw. Heurg.
- Wegeners Verschiebungstheorie. Von Dr. F. Kellhofer.
- Goethes Farbenlehre und die Naturwissenschaft. Von E. Kabinann.
- Relativität und Gravitation. Von Prof. Dr. Kriesel.
- Über das Alter. Von Prof. Dr. R. Seitz.
- Neuere Ergebnisse der Kanalarthenforschung. Von K. Kuhn.
- Siliziumchemie und Kohlenstoffchemie. Von Prof. Dr. Mecklenburg.
- Das Nannoplankton. Von Dr. V. Brehm.
- Der Gesang der Vögel. Von R. Bretschner.
- Über Meteorbeobachtungen. Von C. Hoffmeister.
- Zur Frage der Ekelheiligen. Von Prof. Dr. G. Karsten.
- Die Ruheperiode der Holzgewächse. Von Dr. O. Kuhn.
- Über die Aufgaben und Ergebnisse der Entwicklungsmechanik der Pflanzen. Von Prof. Dr. E. Kuster.
- Die vorzeitlichen Vögel. Von Dr. K. Lambrecht. Mit 8 Abbild.
- Erforschung des Atominnern. Von Dr. A. March. Mit 6 Abbild.
- Neue Wege der phylogenetischen Pflanzenanatomie. Von Dr. W. Nienburg. Mit 26 Abbild.
- Der Einfluss des Bodens auf Siedlung und Staatenbildung und Kulturentwicklung. Von Prof. Dr. E. Rammann.
- Neuere Wege und Ziele der botanischen Systematik. Von Dr. A. Thellung. Mit 3 Abbild.
- Der gegenwärtige Standpunkt des Mendelsismus und der Lehre von der Schwächung der Erbanlagen durch Bastardierung. Von Prof. Dr. A. v. Tschernack.
- Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Von Prof. Dr. A. Thienemann.
- Die Permeabilität der Pflanzenzellen. Von Dr. F. Weber.
- Die chemische Valanz in heutiger Auffassung. Von Dr. H. Heiler.
- Vom Panjeford. Von Dr. H. Krieg. Mit 6 Abbild.
- Das Resultatengesetz in der Pflanzenphysiologie. Von Dr. P. Stark.
- Der Mechanismus der Vererbung. Von Dr. H. Thomsen.
- Über Selbststerilität und thermophile Mikroorganismen. Von Prof. Dr. H. Miesch.
- Das Bohrsche Atommodell. Von Dr. K. Schütt. Mit 1 Abbild.
- Bericht über eine geologische Forschungsreise in Deutsch-Ostafrika. Von Prof. Dr. E. Krenkel.
- Die Zerstörung des Steilwies im Buntsandsteingebiet des Pfälzerwaldes. Von Prof. Dr. Haberer, Heidelberg. Mit 1 Abbild.
- Das Tierleben des Belad el Djerid (Südtunesien). Von Prof. Graber, Jena. Mit 15 Abbild.
- Der natürliche Tod der Pflanzen. Von Dr. H. Thomsen.
- Über den Farbensinn des Kindes. Von Dr. med. Fritz Wenzel.
- Arbeitsgemeinschaft der naturwissenschaftlichen Körperschaften Deutschlands. Ein Vorschlag. Von Prof. Dr. K. Mecklenburg.

Außer größeren Originalartikeln erscheinen in jeder Nummer

Berichte

über wichtige und allgemein interessante Publikationen, Forschungsergebnisse und Entdeckungen in den verschiedenen Gebieten der Naturwissenschaften, also in der Astronomie, Physik, Chemie, Botanik, Zoologie, Anthropologie, Geologie, Paläontologie, Geographie, Physiologie usw. Auch von diesen Berichten sind manche mit lehrreichen Abbildungen versehen.

Besonderes Gewicht wird auf die

Bücherbesprechungen

gelegt. Von sachkundigen Rezensenten ist wohl die große Mehrzahl der für einen weiteren Leserkreis in Betracht kommenden Bücher und auch ein guter Teil Publikationen von mehr speziellem wissenschaftlichen Interesse besprochen worden.

Der Bezugspreis (ohne Zustellungsgebühr) beträgt für
das Halbjahr (Januar - Juni und Juli—Dezember) M. 12.—

Probenummern versendet der Verlag und jede Buchhandlung kostenfrei.

Bestellungen auf die „Naturwissenschaftliche Wochenschrift“ nehmen an:
jede Buchhandlung, jedes Postamt oder der Verlag.

Diese diesem Heft liegt ein Prospekt bei betr. Die „Umschau“, Allgemeinverstandl. illustr. Wochenschrift über die Fortschritte in Wissenschaft u. Technik. Herausgeg. von Prof. Dr. Bechhold, Frankfurt a. M.-Niederrad. Preis: vierteljährlich M. 6.80

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL

IN GIESSEN

BAND 41, (SCHLUSS-)HEFT 4

MIT 15 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 6 TAFELN



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1920

Die „Zoologischen Jahrbücher“ (Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere) erscheinen in zwangloser Folge. Je vier Hefte bilden einen Band. Der Preis wird für jedes Heft einzeln bestimmt.

Inhalt.

(Abt. f. Anat., Bd. 41, 4)

RUD. GUDRUN. Über Hautsinnesorgane bei <i>Spinax niger</i> BOY. Mit Tafel 34—37 und 20 Abbildungen im Text	459
ANTONY, MATHILDE. Über die Speicheldrüsen der Vögel. Mit Tafel 38—39. und 15 Abbildungen im Text.	547
Titel und Inhalt zu Bd. 41.	



Neuerscheinungen

aus dem Verlag von **Gustav Fischer in Jena.**

Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Eine Studie über die Geschichte und die Grundlagen der Tierpsychologie. Von Dr. **Heinrich Ernst Ziegler**, Prof. der Zoologie an der techn. Hochschule in Stuttgart und der landw. Hochschule in Hohenheim. Mit einem Anhang: Die Gehirne der Bienen und Ameisen. Dritte, erweiterte Auflage. Mit 39 Abbild. im Text und 3 Tafeln. (VIII, 211 S. gr. 8^o). 1920. Mk 14.—, geb. Mk 20.—

Inhalt: Einleitung. — 1. Die Tierpsychologie im Altertum. Die jonischen Philosophen und Heraklit. Die Atomisten. Die Pythagoräer und Empedokles. Plato und Aristoteles. Die Stoiker. Plutarch. Die Neuplatoniker. — 2. Der Instinktbegriff der Kirchenlehre. Der Ursprung der kirchlichen Instinktlehre. Zur Kritik des kirchlichen Instinktbegriffes. Die kirchliche Instinktlehre in neuerer Zeit. Anhang: Der Trichterwickler. — 3. Die Gegner der kirchlichen Lehre vom Instinkt. Montaigne, Rorarius, Thomasius, Jenkin u. a. Die englische Aufklärung. Die französische Aufklärung. Neuere Gegner der Instinktlehre. — 4. Der vitalistische Instinktbegriff. Anhang: Die modernen Neovitalisten. — 5. Darwin. — 6. Die Lamarckisten Haeckel, Freyer, Wundt, Semon u. a. Anhang: Der Neolamarckismus. — 7. Die neuere Tierpsychologie. Weismann, Ziegler, Lloyd Morgan, C. O. Whitman, K. Groos, zur Strauß u. a. Die Keimer der Insektenstaaten: A. Forel, Wasmann, v. Buttel-Repen, Escherich u. a. — 8. Die Unterschiede der instinktiven und der verstandesmäßigen Handlungen. Die Merkmale der Unterscheidung. Weitere Eigenschaften der Instinkte. Die Einleitung der Instinkte. Die Beschränktheit der Instinkte. 9. Die Frage des Bewußtseins und des Gefühls. Anhang: Das Bewußtsein des Zweckes. — 10. Die histologische Grundlage. Anhang: Die allmähliche Ausbildung der Bahnen des Gehirns bei weißen Ratten. — 11. Die Unterschiede der Tierseele und der Menschenseele. Die Gehirne der Säugetiere. Der Verstand der Pferde und Hunde. Beobachtungen an einem Affen. Die Instinkte beim Menschen. Die Instinkte und das menschliche Glück. Die Ideen. — Anhang: Die Gehirne der Bienen und Ameisen. — Register der Autoren-Namen. — Register der Tiere.

Die 3. Auflage der Schrift ist in dem historischen Teil bedeutend erweitert, so daß sie die Grundzüge einer Geschichte der Tierpsychologie enthält, welche mit der allgemeinen Geschichte der Philosophie in Beziehung gesetzt ist. Ferner sind die neuesten Forschungen auf dem tierpsychologischen Gebiet berücksichtigt, insbesondere Beobachtungen an Pferden, Hunden und Affen. Wie in der vorigen Auflage, enthält die Schrift einen Anhang über die Gehirne der Bienen und Ameisen, welcher ebenfalls zeitgemäß erweitert wurde.

Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere.

Herausgegeben von Prof. Dr. **Arnold Lang** †, Zürich, fortgeführt von Prof. Dr. **Karl Hescheler**, Zürich.

Lieferung 9: = Band IV: **Arthropoda**. Lieferung 5 (= S. 650—694). 1920. Mk. 5.—

Früher erschien Lieferung 1—8, enthaltend:

Erster Band: (**Protozoa**) Lfg. 1 u. 2 (= S. 1—320).

Zweiter Band: (**Metazoa**) Lfg. 1 (= S. 1—160).

Dritter Band: (**Coelenterata, Platyzoa, Nematelmia, Annelida**) Lfg. 1 (= S. 1—146).

Vierter Band: (**Arthropoda**) Lfg. 1—4 (= S. 1—650).

Preis für Lieferung 1—8 je Mk. 5.— (+ 100% Tenerungszuschlag).

Das Problem der Form als Gegenstand der anatomischen Wissenschaft und die Aufgaben einer Reform des anatomischen Unterrichts. Von Dr. **Wilhelm Lebesch**, Prof. d. Anat. in Würzburg. (48 S. gr. 8^o). Mk 4.50



Neuerscheinungen

aus dem Verlag von **Gustav Fischer in Jena.**

Die Bedeutung der humanistischen Bildung für die Naturwissenschaften.

Vortrag, gehalten in der Ortsgruppe Würzburg der Freunde des humanistischen Gymnasiums. Von Dr. **Wilhelm Lubosch**, Prof. der Anat. (31 S., gr. 8^o) 1920. Mk. 2.—

Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche.

Von Dr. **Hans Winkler**, o. Prof. der Botanik an der Hamburgischen Universität. (VI, 231 S., gr. 8^o) 1920. Mk. 18.—

Zunächst werden unsere gegenwärtigen Kenntnisse von den Ursachen der Parthenogenesis bei Tieren und Pflanzen kritisch dargelegt und dabei besonders die neue Theorie von Ernst über „Bastardierung als Ursache der Parthenogenesis“ berücksichtigt. Sie wird als nicht genügend begründet abgelehnt, besonders auch im Hinblick darauf, daß sie nicht auf die tierische Parthenogenesis anwendbar erscheint. Für diese weist Verf. nach, daß sie entgegen der Annahme der meisten Zoologen bei vielen Tieren aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen als alleinige Fortpflanzungsweise besteht, und mehr als die Hälfte des Werkes ist der ausführlichen kritischen Darstellung der Fortpflanzungsverhältnisse bei den Rädertieren, Wasserhöhen, Blatt-, Gall- und Schlupfwespen, Bienen, Blatt- und Schildläusen und anderen Tiergruppen gewidmet. — Als Interessenten kommen Biologen, Botaniker wie Zoologen in gleicher Weise in Betracht.

Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere.

Grundzüge unseres Wissens über den Bau der Zelle und über dessen Beziehung zur Leistung d. Zelle. Von Dr. **Arthur Meyer**, o. Prof. d. Botanik a. d. Universität Marburg. Erster Teil: Allgemeine Morphologie der Protoplasten. Ergastische Gebilde. Zytoplasma. Mit 205 Abb. (XX, 629 S., gr. 8^o) 1920. Preis: 38 Mark.

Inhalt: I. Die Zelle als Maschine. — II. Der Protoplast als Flüssigkeit. — III. Der Protoplast als wässrige Lösung. — IV. Die nackte Zelle als Emulsion, Suspension, kolloidale Lösung, molekular-disperse Lösung und einfache Flüssigkeit. — V. Die Einteilung der mikroskopisch sichtbaren Formelemente der Zelle auf Grund ihrer Bedeutung für die Leistung der Zellmaschine und auf Grund ihrer Ontogenese. — VI. Die ergastischen Einschlüsse des Protoplasten. 1. Die ergastischen Einschlüsse. 2. Die Eiweißanteile. 3. Kristallinische und gallertartige oder zähflüssige Kohlehydratanteile. 4. Die flüssigen und festen Fettanteile. 5. Abfallanteile oder Sekretanteile. 6. Die Zellsaftanteile. — VII. Das Zytoplasma. 1. Einleitung. 2. Das Zytoplasma eine optisch mikroskopisch und ultramikroskopisch homogene kolloidale Lösung. 3. Das Zytoplasma eine physiologisch homogene Flüssigkeit. 4. Die ergastischen Organstoffe des Zytoplasmas und der übrigen Organe des Protoplasten. 5. Der mikroskopische Bau des Zytoplasmas und der Begriff des Vitells. 6. Die Struktur des gehärteten und gefärbten Zytoplasmas. 7. Einiges über Fixierung des größeren Baues der Zelle. 8. Die Färbung des Protoplasten und der ergastischen Gebilde der lebenden Zelle. 9. Färbereischer, mikrochemischer und makrochemischer Nachweis der in der Zelle vorkommenden Eiweißkörper. 10. Die Plasmabrücken.

Populäre biologische Vorträge.

Mit 63 Abbildungen im Text. (VI, 280 S., gr. 8^o) 1920. Mk. 16.—, geb. Mk. 23.—

Inhalt: 1. Goethe als Naturforscher. 2. Eine Wanderung durch den javanischen Urwald. 3. Reiseerinnerungen aus China und Japan. 4. Das Leuchten der Pflanzen. (Mit 8 Abbild.) 5. Warmbad und Pflanzentreibererei. (Mit 4 Abbild.) 6. Ultramikroskop und Botanik. (Mit 1 Abbild.) 7. Das Ertrieren der Pflanzen. (Mit 7 Abbild.) 8. Ueber den Ursprung des Lebens. 9. Das Radium und die Pflanze. 10. Der Naturmensch als Entdecker auf botanischem Gebiete. 11. Der Scheintod der Pflanze. 12. Die Verwertung des Abnormen und Pathologischen in der Pflanzenkultur. 13. Biologie des atmosphärischen Staubes (Aëroplankton). 14. Die Wärmeentwicklung der Pflanze. 15. Ueber die Herstellung von Photographien in einem Laubblatte. 16. Ueber die Kunst, das Leben der Pflanzen zu verlängern. 17. Botanische Paradoxa. — Autoren-Verzeichnis.

Fritz Müller.

Werke, Briefe und Leben.

Gesammelt und herausgegeben

von

Prof. Dr. Alfred Möller (Eberswalde).

Erster Band:

Gesammelte Schriften

soweit sie bereits früher im Druck erschienen sind.

(Arbeiten aus den Jahren 1844—1899 [248 Nummern], mit einem Nachtrage, enthaltend die deutschen Übersetzungen portugiesischer Arbeiten.) 2 Bände Text (1510 Seiten) mit 303 Abbildungen und 1 Atlas mit 85 Tafeln. Lex.-Format. 1915. kart. Mk. 150.—

(— 100% Teuerungszuschlag des Verlags.)

Zweiter Band:

Fritz Müllers Briefe und noch nicht veröffentlichte Abhandlungen aus dem Nachlaß. 1854—1897.

(Im Druck.)

Dritter Band:

Fritz Müllers Leben.

Nach den Quellen bearbeitet vom Herausgeber. Mit 1 Titel-

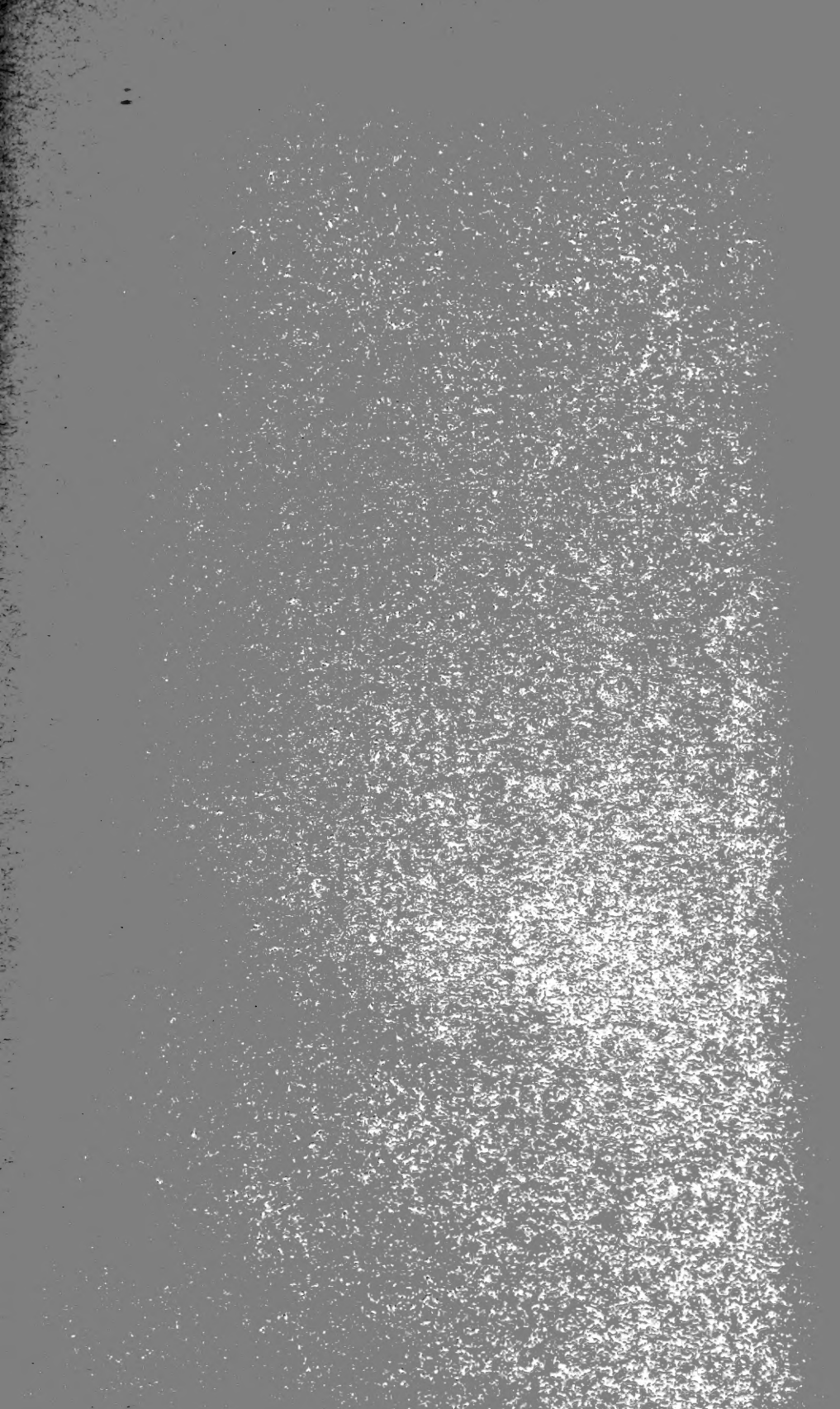
bild (Heliogravüre), 6 Abbild. im Text und 1 Karte. (VII, 163 S. Lex.-Format.) 1920. Mk. 15.—

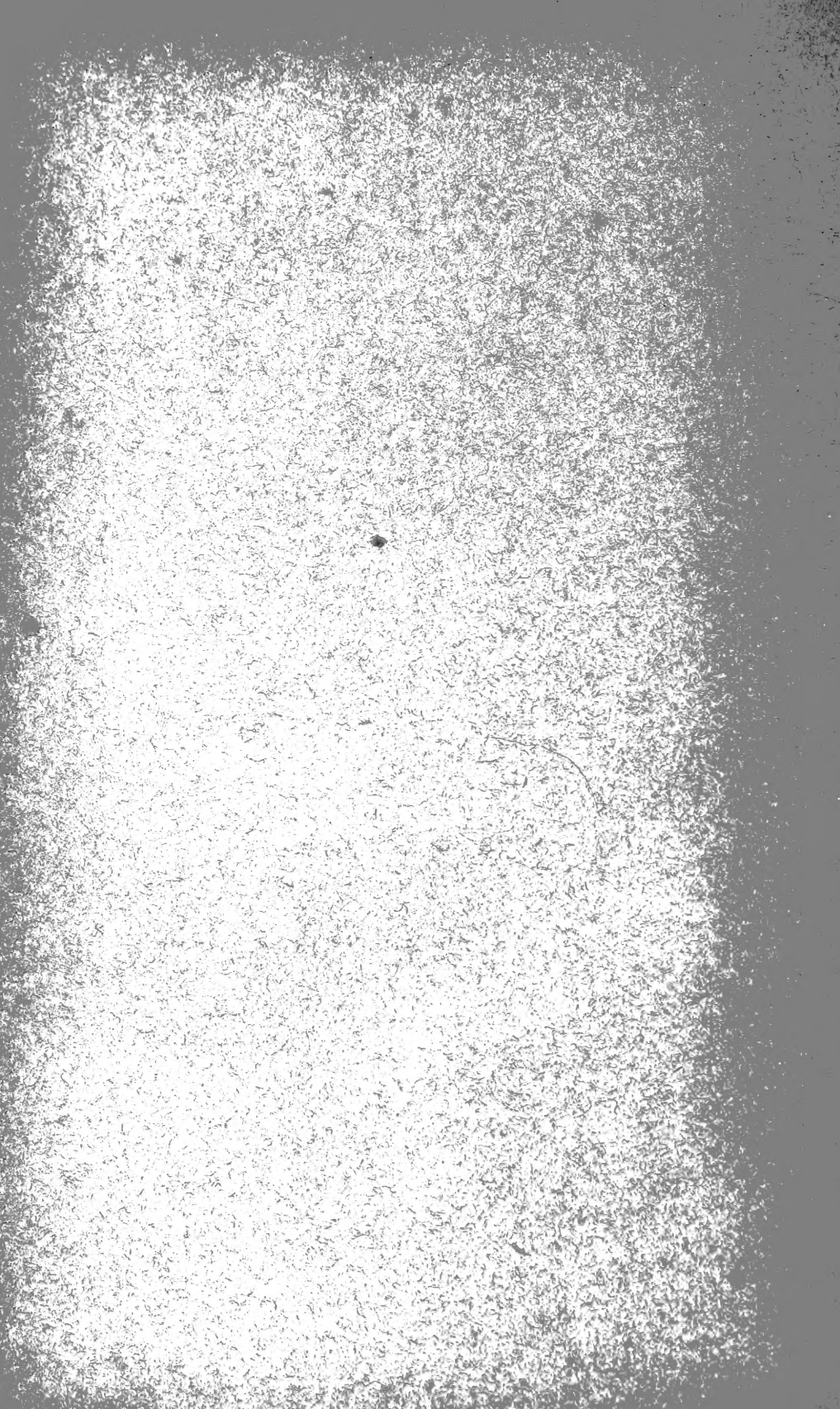
Seit dem im Jahre 1897 erfolgten Tode des großen Beobachters in Blumenau (Brasilien) ist der Herausgeber bemüht gewesen, den literarischen Nachlaß Fritz Müllers zu sammeln, um den Ertrag dieses ganz der Beobachtung der lebenden Natur gewidmeten Lebens der Wissenschaft nutzbar zu machen oder zu erhalten. Der erste Band bringt in zwei Teilen Text und einem Atlas die 218 bisher im Druck erschienenen Arbeiten Fritz Müllers, von denen nur eine einzige als selbständiges Buch in den Handel kam, während alle übrigen in sehr vielen verschiedenen Zeitschriften des In- und Auslandes zerstreut und daher teilweise nur schwer zugänglich waren. Die für die „Archivos“ des Museums in Rio de Janeiro portugiesisch geschriebenen umfangreichen außerordentlich wertvollen Arbeiten sind bisher deutschen Forschern wohl nur durch Auszüge und Berichte bekannt geworden. Sie sind jetzt in der Urschrift und in deutscher Uebersetzung aufgenommen.

Für Zoologen und Botaniker bergen Fritz Müllers Schriften eine ungeahnte Fülle zuverlässigster Beobachtungen und feinsinniger Anregungen, die besonders dem jüngeren Nachwuchs der Naturforscher wieder leicht zugänglich zu machen der Herausgeber für eine dankenswerte Aufgabe, ja geradezu für eine Pflicht der deutschen Wissenschaft hielt. Denn die Arbeitsweise und Beobachtungsart und nicht minder die Darstellungskunst dieses „Fürsten der Beobachter“ können für alle Zeit als vorbildlich betrachtet werden.

Das mit Literaturnachweisen versehene ausführliche Inhaltsverzeichnis und ein Namenverzeichnis am Schluß des Werkes werden allen arbeitenden Biologen die Benutzung dieser gewaltigen Tatsachensammlung wesentlich erleichtern.

Diesem Heft liegt ein Prospekt bei betr. „**Handlexikon der Naturwissenschaften und Medizin**“. Herausgegeben von Prof. Dr. Bechhold, Frankfurt a. M.-Niederrad. Preis: Geb. M. 29.20 oder ca. 44 Lieferungen zu je M. 1.20





MBL WHOI Library Serials



5 WHSE 04648

